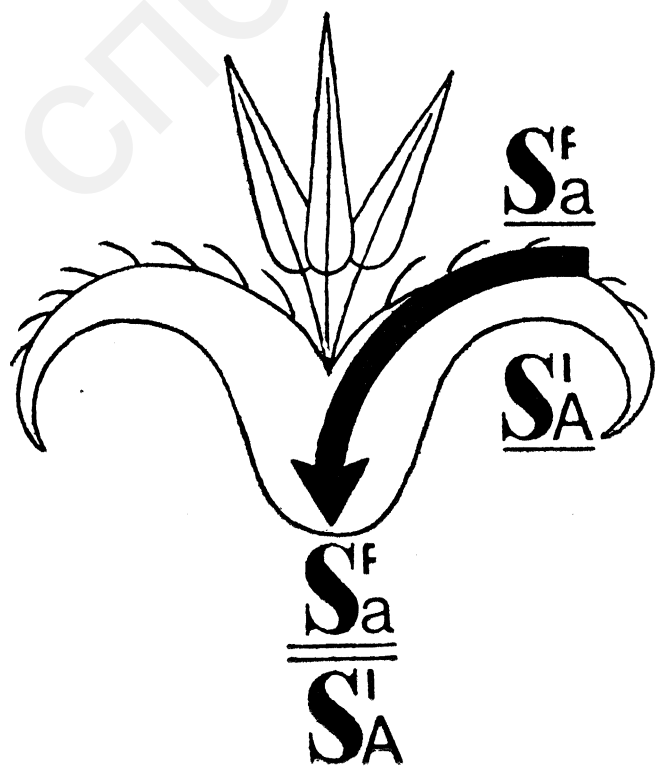


В.Г. Смирнов
С.П. Соснихина

Генетика ржи



Научная библиотека СПбГУ



1000682685

ЛЕНИНГРАДСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА
И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМ. А. А. ЖДАНОВА

В. Г. СМЕРНОВ, С. П. СОСНИХИНА

ГЕНЕТИКА РЖИ



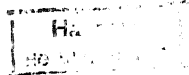
ЛЕНИНГРАД
ИЗДАТЕЛЬСТВО ЛЕНИНГРАДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1984



6
88308 Д
ЛГУ

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Ленинградского университета

УДК 581.15+581.167+633.14



Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Генетика ржи. Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. -- 264 с.

В монографии изложены основные методы определения потенциала наследственной изменчивости ржи по морфологическим, биохимическим, физиологическим и карпнологическим признакам и описан характер наследования этих признаков, на основе чего выявлен ряд генов, установлена одна группа сцепления и составлена ее генетическая карта. Рассмотрены способ выделения из популяций автофертильных форм и их использование для изучения детальных наследственных изменений в популяциях. Показана роль инбридинга в изучении генетического контроля мейоза. Предложены пути совершенствования методов селекции синтетических популяций.

Для специалистов-генетиков и селекционеров, научных работников и преподавателей сельскохозяйственных вузов и биологических факультетов. Ил. 28, табл. 53, библиогр. 399 назв.

Рецензенты: канд. биол. наук Г. А. Кириллова (ЛГУ),
канд. биол. наук Н. А. Тихонова (ВНИИ сельхозмикробиологии)



842632
05

С 3803010301—092
076(02)—84 134—84

Издательство
Ленинградского
университета,
1984 г.

6/05

*Светлой памяти учителя,
Василия Сергеевича Федорова,
посвящаем эту книгу.*

ВВЕДЕНИЕ

Рожь — одна из основных продовольственных зерновых культур. Это вторая по значению после пшеницы хлебная культура нашей страны.

Вполне понятно поэтому, что в решениях XXVI съезда партии, в разработанной партией Продовольственной программе, в специальных постановлениях правительства увеличение производства зерна ржи в стране формулируется как одна из важнейших задач, стоящих перед сельскохозяйственным производством. Хозяйственное значение этой культуры возрастает еще и в связи с тем, что озимая рожь — одна из наиболее ценных кормовых культур, она обеспечивает зеленую массу раньше всех других кормовых культур в течение вегетационного сезона.

Неуклонное повышение культуры земледелия в нашей стране, связанное в первую очередь с постоянно увеличивающимся производством минеральных удобрений, возрастающим уровнем обеспечения хозяйств сельскохозяйственной техникой и развернувшимся мелноративным строительством в основных зонах возделывания ржи, привело к значительному росту урожайности этой культуры в Прибалтийских республиках, Белоруссии и на Украине. Передовые хозяйства во многих районах страны собирают по 35—40 ц/га зерна ржи с больших площадей.

Высокий потенциал урожайности культуры обеспечивают сорта отечественной селекции из крупнейших селекционных центров в Харькове, Москве, Ленинграде, Саратове, в Белоруссии, Башкирии. Вместе с тем получение высокого урожая ржи и его уборка без потерь связаны с большими трудностями, главной из которых является неустойчивость большинства сортов к полеганию. Именно эти трудности обусловили значительное уменьшение посевных площадей под рожью в течение последних десятилетий.

Решение поставленной партией и правительством задачи повышения производства зерна ржи в стране требует интенсивной работы селекционеров по созданию новых сортов — сортов интенсивного типа, для которых были бы характерны не только

высокий потенциал продуктивности, но и устойчивость к полеганию, устойчивость к неблагоприятным погодным условиям (морозостойкость, в ряде случаев — засухоустойчивость, устойчивость к прорастанию зерна на корню), устойчивость к основным грибным болезням (снежная плесень, корневые гнили, мучнистая роса, различные виды ржавчины). Достоинства ржи как фуражной культуры повышаются при увеличении содержания белка в зерне и наличии в белке повышенного процента незаменимых аминокислот, при снижении содержания в зерне алкилрезорцинолов. Успех в селекции сортов нового типа определяется в значительной степени уровнем изученности генетики и цитогенетики ржи. Биология размножения культурной ржи и многих дикорастущих форм, связанная со строгим, облигатным перекрестным опылением, весьма затрудняет проведение генетических исследований. Именно этим, по-видимому, объясняется то, что сведения по генетике ржи до последнего времени были немногочисленны.

В последние десятилетия генетические исследования на ржи ведутся более интенсивно, в основном в нашей стране, в Швеции, Польше, ГДР и ФРГ. Возрос интерес и к цитологическим и цитогенетическим исследованиям, особенно в связи с использованием ржи как компонента при создании новой культуры — *Triticale*.

Данная книга посвящается генетике и цитогенетике ржи. При ее написании авторы не стремились к подробному изложению сведений по систематике ржи, цитологии и цитозембриологии, поскольку они изложены в ранее опубликованных монографиях [Иванов, 1961; Мошкович, Чеботарь, 1976]. Значительная часть книги посвящена изложению результатов исследований по генетике и цитогенетике ржи, проведенных на кафедре генетики и селекции Ленинградского университета, в выполнении которых авторы принимали непосредственное участие. Эти исследования были начаты под руководством В. С. Федорова, светлой памяти которого мы, его ученики, посвящаем данную книгу.

Введение, главы I, IV, V и VII—X написаны В. Г. Смирновым, главы II, III, VI — С. П. Соснихиной, однако авторы совместно обсуждали весь материал и работали над всем текстом книги.

Авторы выражают глубокую признательность сотрудникам и студентам кафедры генетики, участвовавшим на протяжении последних 30 лет в исследованиях по генетике и цитогенетике ржи на кафедре генетики ЛГУ, в первую очередь К. Т. Куликовой, Л. Ф. Егоровой, Н. М. Гладышевой, И. М. Баландиной, Н. С. Федосейкиной, О. Е. Максименко.

ГЛАВА I

ЗАДАЧИ И ЗНАЧЕНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ЧАСТНОЙ ГЕНЕТИКЕ

Частная генетика — это исследование генетики и цитогенетики определенных видов. Впервые представление о «частной генетике», так же, как и сам этот термин, были предложены Ю. А. Филличенко в его двухтомной монографии такого же названия в 1927 г.

Ю. А. Филличенко справедливо подчеркнул насущную необходимость суммирования, систематизации сведений о генетике отдельных видов растений и животных. Вскоре на важность развития исследований по частной генетике растений специально указал Н. И. Вавилов в 1932 г. в докладе «Генетика на службе социалистического земледелия» [1965]. При этом он отметил, что важно не только изучать частную генетику основных видов культурных растений, но также искать и наиболее удобные модельные растительные объекты для ускорения и удешевления исследования генетических проблем. В 20–30-е годы значительные обзоры по частной генетике растений публиковались в журналах «Bibliotheca Genetica» и «Bibliographia Genetica». Большое значение для развития исследований по частной генетике культурных растений имел выход в свет капитальной монографии Матсууры [Matsuura, 1933] и трехтомного издания «Теоретические основы селекции растений» [1935] под редакцией Н. И. Вавилова. Чрезвычайно большое значение имели также монография Ю. А. Филличенко «Генетика мягких пшениц» [1934], в которой был осуществлен четкий генетический подход к анализу наследования количественных признаков.

В последние десятилетия стало публиковаться больше монографий по частной генетике растений. Один из томов коллективной монографии «Handbook of genetics» [1974] посвящен краткому изложению итогов исследований по частной генетике различных видов растений. В нашей стране в последние годы опубликован ряд монографий: «Генетика томатов» [Жученко, 1973], «Генетика и селекция гороха» [под ред. Хвостовой, 1975], «Генетика земляники» [Фадеева, 1975], «Генетика

картофеля» [под ред. Хвостовой и Яшиной, 1973], «Цитогенетика пшеницы и ее гибридов» [под ред. Жуковского, Хвостовой, 1971], «Генетическая коллекция хлопчатника» [Мусаев, 1979], «Генетические исследования кукурузы» [Мику, 1981]. Большое значение имели переведенные на русский язык монографии «Кукуруза и ее улучшение» [1957] и «Пшеница и ее улучшение» [1970], в которые были включены обзоры по генетике и цитогенетике этих родов. Первая из этих монографий «Corn and corn improvement» была недавно издана в новом варианте, при новом авторском коллективе [под ред. Sprague, 1977]. Итоговые данные по генетике ряда видов животных и растений содержатся в монографии «Генетические карты высших организмов» [Захаров, 1979].

Опыт знакомства с подобными монографиями позволяет рассмотреть в общем плане задачи исследований по частной генетике, а также значение этих исследований.

1. ЗАДАЧИ ЧАСТНОЙ ГЕНЕТИКИ

Одной из важнейших задач частной генетики является раскрытие потенциала наследственной изменчивости вида. Решение этой задачи неразрывно связано с особенностями структуры популяций данного вида — природных и сортовых, если данный вид окультурен, вовлечен в селекционный процесс. Характерной особенностью природных популяций многих видов является полиморфизм — различие составляющих их организмов по ряду морфологических, физиологических, биохимических или цитологических признаков [Шмалгаузен, 1946; Силеская, 1948; Тимофеев-Ресовский и др., 1969, 1973; Майр, 1974; Малахова, 1978]. Четкая неоднородность особей в природных местообитаниях бывает характерна и для видов с почти облигатным самоопылением [Allard, 1975].

В пределах сортов полиморфизм бывает выражен в меньшей степени, особенно по признакам, которые жестко контролировались искусственным отбором при создании сорта. Однако при сопоставлении большого количества сортов какой-либо культуры, особенно сортов разного географического происхождения, принадлежащих к разным агроэкологическим группам, создается достаточно полное представление о возможном спектре внутривидовых наследственных вариантов по морфологическим, физиологическим, биохимическим признакам.

Для популяций перекрестноопыляющихся растений характерен не только полиморфизм, но и гетерозиготность особей и их наследственная неоднородность — гетерогенность. Со времен классических исследований Шелла, Иста и Джонса [East, Jones, 1919] методом анализа генотипов у перекрестноопыляющихся растений является инбридинг и анализ расщепления в инбредных потомствах. Такой анализ позволяет обнаружить

гетерозиготность растений в популяциях и выявлять широкий спектр скрытых в гетерозиготном состоянии рецессивных аллелей генов, контролирующих различные признаки. Большая часть из известного наследственного разнообразия кукурузы выделена именно таким методом.

В последние десятилетия все большее значение в познании потенциала наследственной изменчивости видов приобретают работы по индуцированному мутагенезу. При этом специальные исследования [Штуббе, 1966] выявили принципиальное сходство между индуцированными и спонтанными мутантами.

Итак, основными методами выявления потенциала наследственной изменчивости вида являются: 1) изучение внутривидового полиморфизма в природных и сортовых популяциях; 2) анализ межвидовой изменчивости; 3) изучение расщепления в инбредных потомствах; 4) исследование индуцированного мутагенеза.

При выполнении первой задачи частной генетики создается *генетическая коллекция* — коллекция форм вида (образцов, иногда — линий), выявляющих наследственные отличия особей по одному или нескольким признакам. Такие генетические коллекции являются необходимой основой для исследования генетики видов. В разных странах при соответствующих научных центрах существуют группы исследователей, задачей которых является сбор, размножение, изучение и поддержание в живом виде генетических коллекций.

В качестве самостоятельной задачи исследований по частной генетике можно назвать выявление изменчивости кариотипа вида. При этом выясняется возможный спектр хромосомных aberrаций — транслокаций, инверсий, дупликаций, нехваток, вставок, их представленность в природных и сортовых популяциях вида. Весьма важно изучение спонтанно возникающих и индуцированных полиплоидных, гаплоидных и анеуплоидных форм в пределах данного вида. Образцы с хромосомными aberrациями, анеуплоидные и полиплоидные формы составляют часть генетической коллекции вида. Постоянно развивающиеся цитологические методы детального изучения хромосом, особенно методы дифференциального окрашивания, позволяют выявлять различные варианты хромосом при неизменных морфометрических характеристиках [Vosa, 1973; Тихонович, 1979, и др.].

Особый интерес при характеристике изменчивости представляют данные о наличии у исследуемого вида добавочных хромосом (В-хромосом), об особенностях их поведения при микро- и мегагаметогенезе, их влиянии на поведение хромосом основного набора.

Накопленный в генетике опыт показывает, что различные кариотипические варианты часто имеют характерные фенотипические особенности. В первую очередь это относится к гипо- и гиперанеуплоидам [Blakeslee, 1934; Clausen, Cameron, 1944;

Sears, 1954]. Характерные изменения признаков имеют и автополиплоидные формы. Поэтому выявляемые по фенотипическим характеристикам новые наследственные варианты, особенно индуцированные мутанты, должны быть исследованы цитогенетически, при этом среди них могут быть выявлены варианты с теми или иными изменениями кариотипа.

Выполнение третьей задачи частной генетики — установление характера генетической детерминации выявленных наследственных вариантов — составляет следующий этап исследований. При скрещивании форм генетической коллекции со стандартными и между собой и проведении генетического анализа выявляются гены, контролируемые исследуемые признаки, устанавливается характер их взаимодействия. Следует подчеркнуть, что чем больше собранная генетическая коллекция независимо полученных наследственных вариантов по одному признаку (например, форм без воскового налета), тем более детально может быть выявлена система генов, взаимодействие которых контролирует формирование данного признака. Анализ совместного наследования генов при скрещивании форм, отличающихся разными признаками, приводит к выявлению групп сцепления и к построению генетических карт. При наличии в коллекции идентифицированных анеуплоидов по разным хромосомам может быть установлено, какой хромосоме в кариотипе соответствует каждая из групп сцепления. Если в коллекции есть формы с телоцентрическими хромосомами, с транслокациями между В-хромосомой и хромосомами основного набора, с идентифицируемыми нехватками или транслокациями, то может быть решена и задача приближенной цитогенетической локализации генов в хромосомах.

Таким образом, при выполнении третьей задачи частной генетики, во-первых, создается представление о системах взаимодействующих генов, контролирурующих определенные признаки и свойства у растений данного вида, во-вторых, выясняется характер распределения генов по группам сцепления и их локализации в хромосомах.

Четвертой задачей частной генетики следует признать выявление особенностей генетики и цитогенетики вида, связанных с биологией его размножения. Это является существенным, во-первых, для разработки методов генетического анализа, применяемых для данного объекта, а во-вторых, для выявления особенностей генетических систем, обеспечивающих существование конкретных популяций. Здесь в первую очередь следует учитывать свойственное изучаемому виду соотношение полового и бесполого размножения, наличие апомиктических форм. При этом имеет большое значение и то, какой способ размножения принят как основной при культивировании вида (например, яблоню в культуре размножают практически исключительно вегетативным путем, что ей не свойственно в природной обста-

новке). Если нормальным для вида является многолетнее существование особей, большое значение имеет знание скорости репродуктивного обновления популяций, скорости замещения отмирающих особей молодыми за счет семенного возобновления. Большую роль в определении генетических особенностей природных и сортовых популяций играет свойственный виду тип полового размножения — самоопыление или перекрестное опыление. С этим бывают связаны и особенности строения цветков и соцветий, а иногда — и наличие в пределах вида растений разных половых типов (при двудомности и женской двудомности). Для однодомных гермафродитных видов со строгим перекрестным опылением обычно свойственно наличие особой генетической системы несовместимости, в основе которой лежат гены, определяющие неспособность пыльцы расти на рыльцах цветков того же растения.

Перечисленные особенности биологии размножения видов могут весьма существенно сказываться на особенностях генетической структуры особей, составляющих природные и сортовые популяции. Высокий уровень гетерозиготности обычно характеризует сорта-клоны плодовых и декоративных культур, картофеля. По-видимому, то же характерно и для видов с аномиктическим размножением, а также для видов, у которых вегетативное размножение сильно развито, как у некоторых злаковых и бобовых культур.

При ничтожной возможности перекрестного опыления у строгих самоопылителей вид в каждом конкретном местообитании представлен практически мозаикой гомозиготных генотипов, которая иногда очень четко отображает мозаику микроусловий среды данного местообитания [Hainrie, Holden, 1979].

При преобладающей роли аномиктического размножения могут получать гораздо большее распространение особые варианты изменчивости (анеуплоиды, полиплоиды даже с нечетными уровнями плоидности $3x$, $5x$, формы с мужской или женской стерильностью, без соцветий).

Особенности биологии размножения определяют и методику генетических исследований. Именно возможность анализа индивидуальных потомств отдельных растений обуславливает удобство проведения генетических исследований у самоопылителей, и не случайно именно виды самоопыляющихся растений (томаты, горох, ячмень) и растений, не обладающих генетической системой самонесовместимости (кукуруза), оказались наиболее хорошо генетически изучены. В то же время, трудности генетического исследования перекрестноопыляющихся видов — ржи, свеклы, клевера — связана, в первую очередь, с наличием системы самонесовместимости. Необходимо разрабатывать специальные способы генетического анализа у таких видов, преодолевать действие генов несовместимости.

Пятой задачей частной генетики является генетическое и

цитогенетическое сопоставление исследуемого вида с видами из того же или других близких родов с целью установления родства и общности происхождения в эволюционном плане, а также вскрытия универсальности или специфики генетических закономерностей.

При получении отдаленных (межвидовых, межродовых) гибридов создаются возможности для исследования степени гомологичности хромосом, составляющих геномы разных видов. В определенной мере об этом можно судить, изучая у таких гибридов характер конъюгации и распределения хромосом в мейозе. Хромосомы сходных (гомологичных) геномов образуют у отдаленных гибридов биваленты, при несходстве хромосом в мейозе выявляются униваленты. Наличие у разных видов гомологичных геномов может отражаться и в сходстве групп сцепления этих видов. В настоящее время возможности для таких сопоставлений между разными видами растений еще очень малы, что обусловлено недостаточной генетической изученностью растений.

Использование серий гино- и гиперанеуплоидов у полиплоидных полигеномных видов позволило осуществить еще более детальный геномный анализ — выявить в пределах разных геномов хромосомы, гиперпloidное состояние по которым может компенсировать эффект нуллисомии, полного отсутствия определенной пары хромосом из другого генома [Sears, 1954]. Таким образом оказалось возможным выявить в составе разных геномов наличие генетически взаимозаменяемых гомеологических хромосом. Понятие о гомеологии распространено и на сопоставление целых геномов при оценке жизнеспособности отдаленных гибридов [Фадеева, 1975].

Выделение гомеологических групп хромосом у полигеномных видов, естественно, возможно только на основе создания генетической коллекции, включающей кариотипические варианты изменчивости, на основе цитогенетического исследования различных анеуплоидных форм.

Перечисленные основные задачи исследований по частной генетике указывают как основные направления этой работы, так и ее важнейшие этапы.

2. ЗНАЧЕНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ЧАСТНОЙ ГЕНЕТИКЕ

Прежде всего неоспоримо большое значение частной генетики для развития общей генетики. С одной стороны, капитальные исследования, вносящие часто решающий вклад в развитие общей генетики, выполняются, по существу, всегда как работы по частной генетике какого-то определенного вида. Изучение генетики разных видов животных, растений и микроорганизмов позволяет выявлять степень всеобщности генетических

закономерностей. Но, с другой стороны, сопоставление генетических данных по разным видам обогащает генетику как науку открытием новых явлений и закономерностей, присущих определенным видам и родам и связанных с особенностями их эволюционной истории. Так, установлены специфические генные системы несовместимости у перекрестноопыляющихся растений, обеспечивающие свойственный этим видам тип полового размножения. У других видов выявлены гаметофитные гены, способствующие изоляции определенных генотипов от пыльцы с иными аллелями этих генов [Emerson, 1934; Nelson, 1952]. У видов некоторых родов (у энотеры и ряда других растений) несмотря на свойственное им самоопыление была выявлена гетерозиготность по сложным транслокационным комплексам, поддерживаемая благодаря системе сбалансированных леталей [Renner, 1933]. Результаты детального изучения фенотипа анеуплоидов дурмана, табака, пшеницы [Blakeslee, Belling, 1924; Clausen, Cameron, 1944; Sears, 1952, 1954] позволили разработать новый мощный метод генетического анализа для полигенных видов.

Частная генетика дает материал для развития сравнительной генетики. Уже выявление потенциала наследственной изменчивости разных видов и родов позволило Н. И. Вавилову показать наличие четких параллельных рядов изменчивости, демонстрирующих особенно полное совпадение у близких видов и родов. Н. И. Вавилов вполне справедливо считал, что в основе такого параллелизма рядов наследственной изменчивости могут лежать мутации сходных гомологичных генов и поэтому установленный им в 1920 г. закон назван законом гомологических рядов в наследственной изменчивости [Вавилов, 1935а]. Принцип параллелизма является ведущим при исследовании потенциала наследственной изменчивости — на основе имеющихся знаний можно предсказать возможность получения или выявления определенных наследственных вариантов, еще не найденных у конкретных видов. Вместе с тем Н. И. Вавилов еще в 1935 г. считал необходимым «иметь в виду, что при сходстве морфологических и физиологических признаков последние могут иметь разную генетическую природу» [Вавилов, 1935б, с. 39]. Таким образом, необходимы специальные исследования, чтобы можно было сделать вывод о том, что фенотипически сходные наследственные варианты у разных видов определяются гомологичными генами. Скорее можно говорить о том, что у фенотипически сходных мутантов разных видов изменены гены, принадлежащие к гомологичным сериям генов, контролирующим развитие одних и тех же признаков [Смирнов, Ватти, 1971]. Именно исследования по частной генетике, выявляющие наличие таких серий взаимодействующих генов, дают фактическую основу для сопоставления состава таких серий генов, оценки эволюционной истории целых серий и составляющих их

отдельных генов в разных видах и родах. Особый интерес представляет и сравнительное генетическое изучение структуры родственных геномов (гомологичных и гомеологичных), сопоставление распределения гомологичных генов по группам сцепления.

Трудно переоценить значение исследований по частной генетике для планирования и реализации селекционных программ. Генетика является важнейшей из теоретических основ селекции. Методы селекции совершенствуются почти исключительно на основе открытий и достижений генетики. Исследования по выяснению генетических основ инбредной депрессии и гибридной мощности — гетерозиса [Shull, 1909; Jones, 1918, 1922; East, Jones, 1919] — легли в основу нового метода селекции — создания сортов-гибридов (простых и двойных межлинейных, сортолинейных). Изучение генетики цитоплазматической мужской стерильности, установление генов — восстановителей фертильности облегчило работу по семеноводству межлинейных гибридов кукурузы, открыло возможности для реального использования эффекта гетерозиса в селекции многих зерновых, овощных и технических культур [Edvardson, 1956, 1970; Паллидова, 1969; Крупнов, 1973]. Для этих же целей разрабатываются системы контролируемой гибридизации на основе форм с генной мужской стерильностью и использования генов самонесовместимости. Для сортов интенсивного типа по разным культурам разрабатываются представления об определенной оптимальной структуре, определенном типе растения (часто карликовом или полугарликовом), определенной оптимальной форме и расположении листьев, структуре соцветия, типе корневой системы [Donald, 1968; Красовой и др., 1974]. Возрастают требования к качеству продукции, включающие проблемы улучшения состава плодов или зеленой массы по углеводам, белкам или жирам.

При решении этих задач в конкретных селекционных программах знание систем генов, контролирующих отдельные признаки, позволяет в ряде случаев планировать получение требуемых генотипов по принципам генного конструирования. Такой подход в известной степени осуществляется при создании короткостебельных сортов пшеницы и риса [Athwal, 1971]. Значительны резервы генного конструирования для использования в селекции кукурузы с крахмалом определенных технологических свойств (амилопектиновым или высокоамилозным), а также в селекции пищевой кукурузы [Смирнов, 1966].

Таким образом, исследования по частной генетике имеют чрезвычайно важное значение. Чем больше мы будем знать о генетике культурных растений и дикорастущих родственных им видов, тем яснее будут выявляться закономерности, генетические основы филогенетической дивергенции при естественном отборе, генетические основы формирования оптимальных генотипов и систем генотипов в результате селекционного процесса.

ГЛАВА II

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РОДА *SECALE* L.

1. СИСТЕМАТИКА РОДА *SECALE*. КРИТЕРИИ ВИДОВЫХ РАЗЛИЧИЙ

Род *Secale* L. относится к семейству Poaceae, трибе Triticeae и наряду с родами *Triticum* L., *Aegilops* L., *Haynaldia* Shur., *Agropyron* Gaetn. входит в подтрибу Triticinae Benth. Видовой состав этого рода постоянно пересматривается, и среди ботаников не сформировалось единого мнения о числе видов ржи, их филогенетических связях и происхождении. Подробное изложение систематики не входит в нашу задачу. Этот вопрос достаточно полно освещен в отечественной литературе [Цвелев, 1973; Кобылянский, 1975; Гандилян, 1976]. Остановимся лишь на некоторых классификациях.

Максимальное число видов ржи (14) описал Р. Ю. Рожевич [1947]. На основе морфологических признаков и экологии выделяемые виды разделены на три секции:

I. Секция *Silvestria* Roshev., включающая один вид *S. silvestre* Host., рожь лесная. Вид представлен однолетними низкорослыми автофертильными растениями с ломким колосом. Колосковая чешуя с длинной остью. Вид распространен в степной зоне от Венгрии до Тянь-Шаня.

II. Секция *Kuprijanovia* Roshev. Все виды многолетние с коротким корневищем и ломким колосом (кроме *S. daralagesi*). Секция объединяет следующие виды: *S. kuprijanovii* Grossh., рожь Куприянова (Кавказ, Закавказье, Югославия); *S. montanum* Guss., рожь горная (Испания, Марокко, Южная Италия, Малая Азия); *S. ciliatoglume* (Boiss.) Grossh, рожь курдистанская (Турция, Западный Иран); *S. anatolicum* Boiss., рожь анатолийская (Турция, Закавказье, Ближний Восток); *S. dalmaticum* Vis., рожь далматская (Югославия); *S. africanum* Stapf., рожь африканская, вид представлен автофертильными растениями (Южная Африка); *S. daralagesi* Thunb., рожь даралатская (Армения).

III. Секция *Cerealia* Roshev. Представлена однолетними видами с ломким колосом (кроме *S. cereale*): *S. vavilovii* Grossh., рожь Вавилова, вид представлен автофертильными растениями (Закавказье, Турция, Иран); *S. ancestrale* Zhuk, рожь предковая (Южная Турция); *S. segetale* Roshev., рожь сорно-полевая (Кавказ, Турция, Средняя Азия); *S. cereale* L., рожь посевная, или культурная (возделывается в Европе, Азии, Северной Америке, Северной Африке); *S. dighoricum* (Vav.) Khush, рожь дигорская (Северная Осетия); *S. afghanicum* (Vav.) Khush, рожь афганская (Восточный Иран, Афганистан).

Такое дробное деление не нашло подтверждения в исследованиях, проведенных другими авторами. Используя данные цитогенетики, Шиман [Schiemann, 1948, цит. по: Nürnberg-Krüger, 1960] выделяет лишь 5 видов, распределяя их в двух секциях:

I — *Agrestes* Schiem. (*S. silvestre* Host., *S. montanum* Guss., *S. africanum* Stapf.);

II — *Cerealia* Schiem. (*S. ancestrale* Zhuk., *S. cereale* L.).

П. М. Жуковский [1964], используя морфологические и цитогенетические критерии, выделяет в составе рода *Secale* 7 видов, располагая их в двух секциях: I — *Silvestris* (Roshev.) Khush, (*S. silvestre* Host.); II — *Montanum* (*S. montanum* Guss., *S. kuprijanovii* Grossh., *S. africanum* Stapf., *S. vavilovii* Grossh., *S. cereale* L., *S. ancestrale* Zhuk.). К *S. montanum* П. М. Жуковский относит в ранге подвидов: *ciliatoglume*, *anatolicum*, *dalmaticum*, *typicum*, *rhodopaeum*, а к *S. cereale* — *afghanicum*, *dighoricum*, *segetale*, считая *duralagesi* синонимом *segetale*.

Приведенные выше системы классификации в пределах рода *Secale* L. основаны главным образом на использовании морфологического критерия в сочетании с географическим и экологическим. Однако даже комплексного использования этих критериев недостаточно для того, чтобы отличить хорошо дифференцировавшиеся подвиды от видов. Весьма существенно рассмотрение в этом комплексе еще и физиологического и цитогенетического критериев, т. е. выяснение наличия или отсутствия генеративной изоляции между исследуемыми формами и степени сходства их кариотипов. В ряде случаев используется еще и биохимический критерий, который может рассматриваться как особенно существенный при оценке сходства в структуре ДНК разных видов. Следует согласиться с утверждением о том, что ни один из критериев в отдельности не может быть принят в качестве решающего при установлении видовых различий [Завадский, 1968].

В настоящее время большинство исследователей, используя в работе несколько критериев, склонны выделять меньшее число видов в пределах родов. Вид при этом рассматривается как сложная подвижная морфофизиологическая система [Вавилов, 1931]. Почти все выделяемые в роде *Secale* виды скрещиваются между собой, образуя фертильные или частично фертильные гибриды. Гибридизация однолетних видов, за исключением *S. silvestre* и некоторых образцов *S. vavilovii*, как правило, осуществляется по типу внутривидовой. Многолетние виды также успешно скрещиваются в пределах группы. Скрещивания же однолетних видов с многолетними можно рассматривать как отдаленные, но конгруэнтные по классификации Г. Д. Карпеченко [1935]. Особое место занимает однолетний вид *S. silvestre*, который одинаково плохо скрещивается и с однолетними, и с многолетними видами. Однако некоторым авторам уда-

лось получить гибриды этого вида с *S. cereale* [Nürnberg-Krüger, 1960, 1961; Khush, Stebbins, 1961], с *S. montanum* [Khush, 1962], с *S. africanum* и *S. vavilovii* [Jain, Stebbins, 1960, цит. по: Jain, 1960]. В табл. 1 представлены результаты по скрещи-

Таблица 1. Скрещиваемость видов в роде *Secale* (Singh, 1977)

Комбинации	Число опыленных цветков	Завязываемость	
		число семян	%
<i>S. cereale</i> × <i>S. montanum</i>	192	53	27,6
<i>S. montanum</i> × <i>S. cereale</i>	147	28	19,1
<i>S. cereale</i> × <i>S. africanum</i>	557	129	23,2
<i>S. africanum</i> × <i>S. cereale</i>	208	47	22,6
<i>S. cereale</i> × <i>S. vavilovii</i>	534	68	12,7
<i>S. vavilovii</i> × <i>S. cereale</i>	195	46	23,6
<i>S. montanum</i> × <i>S. africanum</i>	153	36	23,5
<i>S. africanum</i> × <i>S. montanum</i>	30	4	13,4
<i>S. vavilovii</i> × <i>S. africanum</i>	106	24	22,7
<i>S. africanum</i> × <i>S. vavilovii</i>	83	27	32,5
<i>S. vavilovii</i> × <i>S. montanum</i>	65	12	18,5
<i>S. montanum</i> × <i>S. vavilovii</i>	66	8	12,1
<i>S. silvestre</i> × <i>S. cereale</i>	166	0	0,0
<i>S. cereale</i> × <i>S. silvestre</i>	216	0	0,0
<i>S. silvestre</i> × <i>S. vavilovii</i>	130	0	0,0
<i>S. vavilovii</i> × <i>S. silvestre</i>	54	0	0,0
<i>S. silvestre</i> × <i>S. montanum</i>	28	0	0,0
<i>S. montanum</i> × <i>S. silvestre</i>	44	0	0,0
<i>S. silvestre</i> × <i>S. africanum</i>	88	0	0,0

ванию 5 видов ржи [Singh, 1977]. Многие авторы считают, что группы однолетних и многолетних видов разделены эффективной репродуктивной изоляцией. Кроме того, изолированность ареалов различных видов ржи ведет к тому, что естественные гибриды между ними возникают крайне редко [Kranz, 1963; Stutz, 1972].

Исследованиями ряда авторов [Longley, Sando, 1930; Костов, 1937; Schiemann, Nürnberg-Krüger, 1952; Nürnberg-Krüger, 1953; Price, 1955; Riley, 1955; Stutz, 1957, 1972; Jain, 1960; Khush, Stebbins, 1961; Kranz, 1961; Khush, 1962, 1963; van Heemert, Sybenga, 1972; Singh, Röbbelen, 1977] установлено, что геномы всех видов ржи являются гомологичными. Однако при исследовании мейоза некоторых межвидовых гибридов обнаруживается, что кариотипы изучаемых видов различаются транслокациями. Цитогенетический анализ межвидовых различий по структуре кариотипа достаточно подробно изложен в обзоре Джейна [Jain, 1960], а также в книге А. М. Мошковиц и А. А. Чеботаря «Рожь» [1976]. Здесь мы лишь кратко резюмируем результаты проведенных исследований.

Анализ мейоза у межвидовых гибридов ржи показал, что в метафазе I у многих из них наблюдаются мультиваленты, об-

разование которых связано с различиями кариотипов по транслокациям. Результаты, полученные разными исследователями, свидетельствуют о противоречивости и фрагментарности данных по цитогенетике межвидовых гибридов в роде *Secale* (табл. 2). Во многих случаях эта противоречивость определяется исходным материалом, который использовали разные авторы, а также связана с ошибками таксономического определения образцов. Примером могут служить гибриды с *S. vavilovii*. Одни авторы наблюдали в мейозе у гибридов этого вида с *S. cereale* и *S. ancestrale* 7 бивалентов и пришли к выводу о структурной идентичности их кариотипов, другие, наблюдая у таких же гибридов мультивалентные ассоциации, считали, что кариотип *vavilovii* отличается от *cereale* по крайней мере по двум транслокациям и аналогичен кариотипу многолетних видов, которые также отличаются от *cereale* транслокациями. Джейн [Jain, 1960] считает, что подобные противоречия связаны с определением различных образцов как *S. vavilovii*: одного, собранного Кукуком около Хамадана в Иране, и других, собранных в Араксинской долине Армении. Джейн полагал, что истинным *S. vavilovii* является образец Кукука, по структуре кариотипа аналогичный *S. montanum* и наиболее соответствующий описаниям А. А. Гроссгейма [1923], впервые выделившего этот вид. Джейн считает, что закавказские формы ошибочно определены как *S. vavilovii*. Скрещивания закавказских форм и образца из Хамадана, проведенные этим автором, действительно выявили кариотипические различия между ними (2 транслокации): закавказские формы аналогичны *S. cereale* по строению кариотипа, а образец из Хамадана — *S. montanum* и *S. africanum*.

В. Д. Кобылянский [1975] придерживается противоположного мнения, считая образец из Хамадана ошибочно определенным как *S. vavilovii*, а образцы из Армении более соответствующими описаниям А. А. Гроссгейма. Автор предлагает выделить образец Кукука в отдельный вид *S. iranicum* Kobyl., полагая, что он отличается от других форм по морфологическим, биологическим и цитогенетическим показателям. *S. vavilovii* из Армении В. Д. Кобылянский в ранге подвида относит к политипическому виду *S. cereale*, объединяющему все дождкоколосые формы однолетней ржи, включая *segetale*, *ancestrale* и др.

Таким образом, работа велась с разными образцами, обозначаемыми как *S. vavilovii*. По нашему мнению, подобные разногласия отражают реальную ситуацию в систематике ржи и связаны с нечеткостью морфологических критериев, на основе которых описываются виды.

Ряд других противоречий в оценке мейоза у межвидовых гибридов может быть вызван недостаточной изученностью природной изменчивости анализируемых диких видов, популяционной изменчивости в отношении хромосомных перестроек. Если считать справедливым, что эволюция в роде *Secale* шла за счет

Таблица 2. Характеристика мейоза у межвидовых гибридов ржи

Тип скрещивания	Конфигурация в мейозе	Число обмен	Авторы
1	2	3	4
Многолетние			
<i>S. montanum</i> × <i>S. africanum</i>	7 _{II}	0	Schiemann, Nürnberg-Krüger, 1952
<i>S. africanum</i> × <i>S. montanum</i>	7 _{II} , 1 _{IV} + 5 _{II}	0,1	Khush, 1962
	7 _{II}	0	Schiemann, Nürnberg-Krüger, 1952
	1 _{IV} + 5 _{II}	1	Khush, 1962; Kranz, 1963; Singh, Röbbelen, 1977
<i>S. montanum</i> × <i>S. dalmaticum</i>	7 _{II}	0	Riley, 1955
<i>S. montanum</i> × <i>S. kuprijanovii</i>	7 _{II}	0	Nürnberg-Krüger, 1960
<i>S. kuprijanovii</i> × <i>S. africanum</i>	7 _{II}	0	Nürnberg-Krüger, 1960
<i>S. anatolicum</i> × <i>S. africanum</i>	7 _{II}	0	Jain, 1960
<i>S. dalmaticum</i> × <i>S. africanum</i>	7 _{II}	0	Jain, 1960
<i>S. ciliatoglume</i> × <i>S. africanum</i>	7 _{II}	0	Jain, 1960
Однолетние			
<i>S. cereale</i> × <i>S. ancestrale</i>	7 _{II}	0	Костов, 1937; Nürnberg-Krüger, 1960; Кобылянский, 1975; Stutz, 1976
<i>S. cereale</i> × <i>S. dihoricum</i>	7 _{II}	0	Nürnberg-Krüger, 1960
<i>S. cereale</i> × <i>S. segetale</i>	7 _{II}	0	Jain, 1960; Nürnberg-Krüger, 1960; Кобылянский, 1975
<i>S. cereale</i> × <i>S. vavilovii</i> (закавказская форма)	7 _{II}	0	Костов, 1937; Nakajima, 1956; Khush, 1963; Stutz, 1972; Кобылянский, 1975
<i>S. cereale</i> × <i>S. vavilovii</i> (из Ирана)	1 _{IV} + 5 _{II}	1	Nürnberg-Krüger, 1960; Khush, Stebbins, 1961; Juttersonke, Nürnberg-Krüger, 1972, инт. по: Мошкович, Чеботарь, 1976; Singh, Röbbelen, 1977
	1 _{VI} + 4 _{II}	2	Jain, 1960
<i>S. vavilovii</i> (закавказская форма) × <i>S. vavilovii</i> (из Ирана)	1 _{VI} + 1 _{II}	2	Jain, 1960
<i>S. ancestrale</i> × <i>S. vavilovii</i> (закавказская форма)	7 _{II}	0	Костов, 1937; Кобылянский, 1975

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

1	2	3	4
<i>S. cereale</i> × <i>S. silvestre</i>	1 _{VI} + 4 _{II} , 1 _{IV} + 5 _{II} , 1 _{VIII} + 3 _{II}	2 1 3	Nürnberg-Krüger, 1960; Khush, Stebbins, 1961; Annemarie, 1972, цит. по: Мошковиц, Чеботарь, 1976; Кобылянский, 1975
<i>S. vavilovii</i> (из Ирана) × <i>S. silvestre</i>	1 _{VI} + 4 _{II}	2	Jain, 1960; Khush, 1962

Однолетние с многолетними

<i>S. montanum</i> × <i>S. vavilovii</i>	1 _{IV} + 5 _{II} 7 _{II}	1 0	Khush, 1962; Kranz, 1963 Schiemann, Nürnberg- Krüger, 1952
<i>S. africanum</i> × <i>S. vavilovii</i>	1 _{IV} + 5 _{II}	1	Khush, 1962
<i>S. africanum</i> × <i>S. vavilovii</i> (из Ирана)	7 _{II}	0	Jain, Stebbins, 1960, цит. по Jain, 1960
<i>S. vavilovii</i> × <i>S. africanum</i>	1 _{IV} + 5 _{II}	1	Khush, 1962; Singh, Röb- belen, 1977
<i>S. vavilovii</i> (закавказские фор- ма) × <i>S. africanum</i>	1 _{VI} + 4 _{II}	2	Jain, Stebbins, 1960, цит. по Jain, 1960
<i>S. cereale</i> × <i>S. montanum</i>	7 _{II} 5-7 _{II} 1 _{VI} + 4 _{II} , 1 _{VIII} + 3 _{II}	0 0 2 3	Longley, Sando, 1930; Antonoff, 1936, цит. по: Jain, 1960; Jain, 1960 Nakagima, 1954 Schiemann, Nürnberg- Krüger, 1952; Price, 1955; Riley, 1955; Stutz, 1957; Khush, Stebbins, 1961; Deutschmann, 1972, цит. по: Singh, Röbbelen, 1977; Heemert van, Syb- enga, 1972; Elci, Syben- ga, 1975; Singh, Röb- belen, 1977
<i>S. cereale</i> × <i>S. africanum</i>	1 _{VI} + 4 _{II} , 1 _{VIII} + 3 _{II}	2 3	Schiemann, Nürnberg- Krüger, 1952; Khush, Stebbins, 1961; Singh, Röbbelen, 1977

структурных преобразований кариотида при постоянном числе хромосом, то следует ожидать, что образцы отдельных диких видов, собранных в разных местах произрастания и в разное время, могут различаться по структурным перестройкам, и популяции их будут полиморфны в этом отношении. Отсюда очевиден вывод о необходимости более широкого исследования кариотипической изменчивости дикой и примитивной ржи.

В литературе уже описаны случаи обнаружения транслокаций как в популяциях культурной ржи [Müntzing, Prakken, 1941; Putt, 1954; Rees, 1961b; Смирнов, Соснихина, 1979; Candela e. a., 1979, и др.], так и в популяциях дикорастущих форм ржи, например у *S. kuprijanovii* [Hrishi, Müntzing, 1960, 1969; Nürnberg, 1967].

Результаты изучения морфологических особенностей различных таксономических форм ржи и цитогенетического анализа мейоза у гибридов между ними позволяют выделить в пределах рода *Secale* три группы форм: в первую входит *S. silvestre*, обособленная морфологически и цитогенетически от остальных видов, во вторую — все многолетние виды секции *Kuprijanovia* Roshev. [по Р. Ю. Рожевиц], и в третью — все виды секции *Cerealia* Roshev.

Большинство авторов в настоящее время к одному виду *Secale cereale* относят всю группу однолетних форм (*segetale*, *ancestrale*, *dighoricum*, *afghanicum*, *gavilei* из Армении), значительно различающихся по морфологии, имеющих сходный кариотип и свободно скрещивающихся между собой, образуя их в ранге подвидов. Многолетние формы (*montanum*, *kuprijanovii*, *ciliatoglume*, *anatolicum*, *dalmaticum*, *daradagesi*) относят к виду *S. montanum*, и лишь *S. africanum* некоторые исследователи выделяют в отдельный вид, ввиду исключительности ее ареала (Южная Африка). *S. vavilovii* из Хаматана ряд исследователей признают отдельным видом, входящим в одну секцию с *S. montanum*, а В. Д. Кобылянский [1975] предлагает этот вид именовать *S. iranicum* Kobl.

В ботанической системе, предложенной В. Д. Кобылянским [1975] для рода *Secale*, виды сгруппированы в две секции: I — *Olismenolepis* Nevski, включает виды *S. silvestre* Host (typus), *S. iranicum* Kobl. и *S. montanum* Guss. s. l. с подвидами *montanum* (typus), *kuprijanovii* (Grossh.) Tzvel., *anatolicum* (Boiss.) Tzvel., *africanum* (Stapf) Kranz; II — *Secale*, включает один вид *S. cereale* L. s. l. с подвидами *cereale* (typus), *vavilovii* (Grossh.) Kobl., *tetraploidum* Kobl., *derzhavini* (Tzvel.) Kobl., *tsitsinii* Kobl. В этой системе вызывает возражение вынесение в отдельные таксономические единицы тетраплоидной ржи, ржи Державина и ржи Цинина. Вероятно, эти созданные человеком формы следует считать лишь видовыми формами, так как они известны только в культуре. Многолетняя рожь культурного типа с полнотелым геномом *S. darad-*

gesi, описанная Туманяном, является, по мнению Н. Н. Цвелева [1973], спонтанным гибридом *S. montanum* и *S. cereale* и напоминает рожь Державина.

Таким образом, как ни парадоксально, но, следуя современным данным, можно признать наиболее оптимальной таксономической системой рода *Secale* ту, которая была предложена А. А. Гроссгеймом в 1923 г. В ней выделяются три политипических вида: *S. campestris* Schult. (syn. *silvestre*), *S. montanum* Guss и *S. cereale* L.

2. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДОВ ГЕНЕТИКИ, ЦИТОЛОГИИ И БИОХИМИИ ДЛЯ ЦЕЛЕЙ ТАКСОНОМИИ В ПРЕДЕЛАХ РОДА *SECALE*

Использование современных методов цитологии и генетики позволило более полно охарактеризовать различия в пределах рода *Secale*. Химерт и Сибенга [van Heemert, Sybenga, 1972] провели гибридизацию с набором тестерных линий *S. cereale*, содержащих идентифицированные транслокации, и пришли к выводу, что *S. montanum* и *S. vavilovii* (из Ирана) отличаются от *S. cereale* транслокациями, включающими хромосомы I, III и V (I и III — медианные, V — субмедианная).

Сингх и Рёббелен [Singh, Röbbelen, 1975] идентифицировали хромосомы, по которым различаются кариотипы четырех видов — *S. cereale*, *S. vavilovii* (из Ирана), *S. montanum* и *S. africanum*, с использованием методики дифференциального окрашивания хромосом по Гимза. Авторы показали, что 2 субмедианных хромосомы включены в две транслокации, отличающие *S. vavilovii* от *S. cereale*, три транслокации между 2 медианными и 2 субмедианными хромосомами отличают *S. cereale* от *S. africanum*. Те же самые хромосомы включены в различные транслокации, отличающие *S. montanum* от *S. cereale*. Таким образом, Сингх и Рёббелен, в отличие от Химерта и Сибенги, утверждают, что *S. cereale* отличается от *S. vavilovii* и *S. montanum* разными транслокациями. Очень интересным представляется тот факт, что спутничная хромосома никогда не была включена в обмены у разных видов ржи [Jain, 1960; Kranz, 1963; van Heemert, Sybenga, 1972; Singh, Röbbelen, 1977].

Попытки сравнительного анализа кариотипов различных видов ржи на основе морфометрии и дифференциального окрашивания не дали пока существенных результатов для целей систематики и установления филогении рода *Secale* [Щапова, Баутина, 1974; Singh, Röbbelen, 1975; Gustafson c. a., 1976; Kranz, 1976; Щапова, 1977; Bennett c. a., 1977; Vosa, 1977]. В качестве общей характеристики кариотипов в отношении выявляемого гетерохроматина можно отметить, что кариотипы диких видов ржи, как правило, характеризуются меньшим коли-

чеством гетерохроматина в хромосомах по сравнению с *S. cereale* [Gustafson e. a., 1976; Шапова, 1977; Singh, Röbbelen, 1977; Bennett e. a., 1977].

Вместе с тем выявлен высокий внутривидовой полиморфизм по рисунку дифференциальной окраски и по величине гетерохроматиновых блоков [Тихонович, Фадеева, 1976; Bennett e. a., 1977; Vosa, 1977; Атаева и др., 1982; Семенов и др., 1982]. Детальное изучение полиморфизма в популяциях разных видов позволит дать обоснованное заключение о том, какая структура кариотида может быть признана типичной для того или иного вида.

Дополнительные возможности для характеристики межвидовых различий в структуре геномов открывает использование методов молекулярной биологии, в особенности — методов сопоставления структуры ДНК. Сходство в структуре ДНК разных видов можно оценить, проводя денатурацию ДНК, а вслед за тем, оценивая кинетику ренатурации — восстановления двухцепочечной структуры в смеси денатурированных ДНК двух видов. Отдельно может быть оценено сходство уникальных нуклеотидных последовательностей, а также фракций ДНК, характеризующихся малой, средней или высокой степенью повторяемости в геноме.

Сопоставление структуры и количества ДНК двух видов [Flavel e. a., 1978], показало, что геном *S. cereale* содержит на 15% ДНК больше, чем геном *S. silvestre*, а по содержанию теломерного гетерохроматина превосходит геном *S. silvestre* на 6%. Изолированная фракция ДНК *S. cereale*, отсутствующая у *S. silvestre*, клонировалась в плазмиды *E. coli*. Гибридизация ДНК свидетельствует об отсутствии в геномах *S. silvestre* и пшеницы, которая также использовалась в опытах, нуклеотидных последовательностей, гомологичных клонированной ДНК *S. cereale*. Выделенная фракция ДНК составляла около 5% генома *S. cereale* и включала 2 больших семейства нуклеотидных последовательностей, локализованных, как было показано методом гибридизации *in situ*, в теломерных участках хромосом.

В настоящее время для решения вопросов систематики и филогении чрезвычайно широко не используется сопоставление данных о структуре различных белковых молекул (ферменты, запасные белки) у разных видов. При исследовании запасных белков зерновки — глинадинов [Пенева, Кобылянский, 1979] установлено, что автофертильные виды *S. silvestre* и *S. vavilovii* характеризуются незначительным полиморфизмом, тогда как перекрестноопыляющимся видам *S. cereale*, *S. kuprijanovii*, *S. montanum*, *S. segetale*, *S. ancestrale* свойствен высокий полиморфизм по этим белкам. Можно выявить лишь характерные для разных видов соотношения разных спектров глиадинов. Иммунохимический анализ глиадинов, проведенный в этой ра-

боте, лишь у *S. silvestre* выявил наличие специфического компонента, отличающего этот вид от всех остальных видов ржи. Различий между глинами других видов ржи не обнаружено, но показано наличие компонентов, маркирующих геном рода *Secale* в целом.

Исследование изоферментных спектров [Яска, 1975] дикой и культурной ржи показало большое сходство видов секции *Cerealia* и *Kurgijanovia*.

Попыткой расширить круг таксономических признаков представляется исследование 50 фенольных соединений методом тонкослойной хроматографии у нескольких таксонов ржи [Dedio c. a., 1969]. Авторы показали, что *S. cereale* и *S. silvestre* более сходны между собой в отношении хроматограмм этих соединений (химически неидентифицированных), чем с группой многолетних видов секции *Montanum*. Они разделяют точку зрения Шутца [Stutz, 1957] о том, что *S. cereale* происходит от *S. silvestre*, а не от *S. montanum*.

3. ГИПОТЕЗЫ О ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СВЯЗЯХ ВИДОВ РЖИ

Исследования филогенетически возможных гипотез и оценка биохимических показателей с учетом морфологических особенностей дали значительный фактический материал для выявления филогенетических взаимосвязей в пределах рода *Secale*. Большинство исследователей склоняется к той точке зрения, что наиболее древним видом в роде *Secale* является *S. montanum*.

Однако некоторые авторы [Stutz, 1957, 1972; Dedio c. a., 1969; Schlegel, Werysko, 1979] придерживаются несколько иного мнения. Например, Шлегель и Вериско [Schlegel, Werysko, 1979] на основе исследования в отдаленных гибридах типов конъюгации хромосом различных видов ржи с хромосомами пшеницы, выявляемых методом дифференциальной окраски по Гимза, считают наиболее древним видом *S. silvestre*, так как хромосомы только этого вида не конъюгировали с хромосомами пшеницы сорта Китайская яровая. Хромосомы же *S. cereale*, *S. ancestrale*, *S. segetale*, *S. montanum* и *S. vavilovii* с наибольшей частотой конъюгировали с пшеничными хромосомами.

Ряд авторов придерживается мнения, что *S. silvestre* произошел от *S. montanum* или общего с ним предка. По В. Д. Кобылянскому [1975], прототипы *S. silvestre* и *S. montanum* произошли от общего предка. Считается, что *S. cereale* произошел либо непосредственно от *S. montanum*, либо через посредство *S. vavilovii* [Вавилов, 1926; Невский, 1934; Рожевни, 1947]. Куш и Стеббинс [Khush, Stebbins, 1961] считают последнюю гипотезу маловероятной вследствие того, что *S. vavilovii* — автофертильный вид, а *S. cereale* — автостерильный, а системы самонесовместимости считаются более древними. Однако сле-

дует помнить, что автофертильными являются современные формы *S. vavilovii* и неизвестно, какая система опыления была характерна для этого вида в прошлом. Следует учитывать также данные о том, что зародышевый мешок растений *S. vavilovii* характеризуется наиболее примитивным строением [Rozmus, 1967].

Согласно еще одной гипотезе [Жуковский, 1928; Schiemann, 1948, цит. по: Nürnberg-Krüger, 1960], предполагается, что *S. cereale* непосредственно произошел от *S. ancestrale*. В. Д. Кобылянский [1975] склоняется к мнению, что *S. cereale* — результат гибридизации *S. montanum* и *S. iranicum*. Штутц считает возможным происхождение *S. cereale* за счет гибридизации *S. montanum* и *S. vavilovii* (закавказская форма), а происхождения *S. ancestrale* — от *S. cereale*.

Заключая эту главу, необходимо еще раз подчеркнуть следующее. Классификация и изучение филогении рода *Secale* ведутся с использованием различных методов и базируются на различных критериях — морфологическом, физиологическом (данные о скрещиваемости), цитогенетическом (исследование межвидовых различий кариотипов), биохимическом (включая изучение общей организации ДНК с применением методов молекулярной биологии). Любой примененный метод анализа выявляет аналогичные результаты, но каждый в отдельности не является определяющим в разрешении названных вопросов. В каждом случае исследователи сталкиваются с необходимостью широкого и тщательного изучения полиморфизма по изучаемым показателям, и это является важной задачей будущих исследований. Расширение арсенала используемых методов и признаков для целей таксономии в пределах данного рода не приведет, как нам кажется, к кардинальному решению вопросов классификации ржи, но изучение изменчивости и главное — изучение генетики этого рода (установление групп сцепления, сведения о закономерностях наследования признаков) позволит составить представление о его эволюционном статусе. Невозможность четкого и надежного выделения отдельных видов не является уникальной ситуацией среди высших растений и, вероятно, отражает стадию эволюционного развития этих родов.

ГЛАВА III

КАРИОТИП РЖИ И КАРИОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

1. МОРФОЛОГИЯ ХРОМОСОМ

Изучение хромосом ржи с использованием морфометрических методов началось в 20-х годах нашего века, и исследова-

ния Г. А. Левитского стали классическими в этой области. Начальный этап изучения кариотипов ржи достаточно полно освещен в литературе [Авдулов, 1931; Левитский, 1931a; Aase, 1935; Jain, 1960; Мошкович, Чеботарь, 1976]. Кратко остановимся лишь на основных результатах этих исследований. Морфология хромосом разных видов ржи аналогична. Хромосомы характеризуются четкой центральной перетяжкой. Они различаются по соотношению плеч и мало различаются по размеру. Одна пара хромосом снабжена спутником, размеры которого варьируют в пределах популяций. Остальные хромосомы либо только субметацентрического типа [Oinuma, 1953], либо субметацентрического и метацентрического [Hasegawa, 1934; Bhattacharyya, Jenkins, 1960; Tarkowski, Stefanovska, 1972; Merker, 1973; Vosa, 1974; Тихонович, 1975], либо метацентрического, субметацентрического и субтерминального типов [Левитский, 1931a, б; Heneen, 1962; Мошкович, 1972]. Помимо одной пары спутничных хромосом в кариотипе *S. cereale* возможно присутствие двух [Tjio, Levan, 1950; Oinuma, 1953], трех [Riley, Charman, 1958; Bhattacharyya, Jenkins, 1960] и даже пяти спутничных хромосом [Шмаргонь, 1938; Levan, 1942; Heneen, 1962]. Однако легко выявляется только одна пара хромосом со спутниками, выявление остальных связано с техникой приготовления препаратов и предобработками. В морфологии некоторых хромосом рядом авторов описаны вторичные расщепления [Шмаргонь, 1938; Tjio, Levan, 1950; Bhattacharyya, Jenkins, 1960; Heneen, 1962; Мошкович, 1972].

Кариотипы двух видов ржи изучены недостаточно, и на основе морфометрических данных не удается выделить различий между ними и кариотипом культурной ржи [Эмме, 1927; Левитский, 1931a, б; Nakajima, 1954; Jain, 1960; Мошкович, 1972; Мошкович, Чеботарь, 1976]. По мнению А. М. Мошкович [1972], изучавшей кариотипы *S. cereale* ssp. *ancestrale*, *S. montanum* ssp. *anatolicum*, *S. montanum* var. *dalmaticum*, *S. silvestre*, *S. africanum*, *S. vavilovii*, различия касаются отдельных хромосом набора, варьирующих по соотношению плеч, т.е. характер различий аналогичен тому, который наблюдается в пределах отдельных популяций внутри видов.

Противоречивость данных, полученных разными авторами с помощью морфометрического метода, зависит от ряда причин. Во-первых, это может быть результатом применения разных методик; во-вторых, результатом того, что измерения ведутся на разных этапах метафазы митоза, и хромосома может менять свои размеры в зависимости от степени спирализации отдельных плеч. Кроме того, изменение длины хромосом связано с тем, что хромосомы разных форм изменяются хромосомными перестройками. В литературе есть данные о том, что в популяциях ржи они обнаружены [Müntzing, Prakken, 1941; Putt, 1954; Thompson, 1956; Thompson, Rees, 1956; Lawrence, 1958;

Hrishi, Müntzing, 1960; Rees, 1961b; Ahloowalia, 1963; Rees, Sun, 1965; Nürnberg, 1967; Смирнов, Соснихина, 1979; Candela e. a., 1979].

Учитывая наличие внутрипопуляционной изменчивости по структуре хромосом, можно сомневаться в возможности идентификации хромосом на основе морфометрического метода [Sybenga, 1959]. Вероятно, возможна идентификация хромосом в пределах отдельных инбредных линий [Heneen, 1962], однако линии, полученные от разных растений из одного сорта, могут различаться по кариотипу [Heneen, 1962]. Проблема идентификации хромосом ржи чрезвычайно важна и при их нахождении в составе другого генома, например у дополненных и замещенных линий пшеницы. Но ряд авторов отмечает изменение морфологии ржаных хромосом при их добавлении к хромосомному набору пшеницы [Bhattacharyya, Jenkins, 1960; Tarkowski e. a., 1972].

Идентификация хромосом на основе морфометрических данных проводилась и при описании серий первичных трисомиков ржи [Kampanoi, Jenkins, 1962; Sybenga, 1965a; Балканцлиева и Меттис, 1974]. Однако и в этом случае авторы столкнулись с трудностями идентификации хромосом, связанными с их недостаточной морфологической дифференциацией.

Сибенга и Волтере классифицировали хромосомы ржи (*S. cereale*) с использованием тестерных линий с транслокациями [Sybenga, Wolters, 1972]. Визуально различные хромосомы классифицировали на основе размеров плеч, которые выражались в процентах к общей длине набора, и нумеровали в порядке убывания соотношения плеч. Однако авторы указывают, что из семи хромосом пять идентифицировались легко, а две имели, очевидно, одинаковое соотношение плеч.

В некоторых работах исследовалось хромомерное строение хромосом ржи. Так, Е. Н. Шмаргов [1938, 1939] осуществила хромомерный анализ хромосом ржи в митозе на стадии поздней профазы и ранней метафазы. Впервые удалось показать, что в профазе митоза хромосомы, так же как и в мейозе, обнаруживают хромомерное строение, но в митозе хромомеры более крупные, чем в профазе мейоза, и их число на хромосому гораздо меньше, что, как предполагает автор, является результатом слияния хромомер. Лима де Фария [Lima de Faria, 1952a, b] провел тщательный хромомерный анализ хромосом ржи в пахитене мейоза, используя ацетокарминовые давленные препараты. Результаты его работ подробно изложены в ряде обзоров [Jain, 1960; Мошкович, Чеботарь, 1976], и мы остановимся лишь на основных положениях, вытекающих из его исследований. Все хромосомы в кариотипе ржи обнаруживают одинаковую организацию в отношении хромомерного строения. Выявлен хроматидный градиент по обе стороны от центромеры, проявляющийся в наличии крупных хромомер в проксимальной

части хромосомы, средних хромомер в медианной части плеча и мелких хромомерных образований в дистальной части. Большинство плеч заканчивается крупными узелковыми образованиями. По утверждению Лима де Фария, хромосомы, за исключением III и IV, а также VI и VII, идентифицируются легко, при этом нужно учесть, что V хромосома по его номенклатуре является ядрышкообразующей и обычно легко идентифицируется. Таким образом, очевидно, что хромосомы на основе хромомерного описания классифицировать также трудно.

Поиски четких маркеров хромосом ржи для их идентификации привели шведских исследователей [Heneen, Caspersson, 1973] к оценке плотности ДНК по длине хромосом методом микроспектрофотометрирования. В работе использовались инбредные линии ржи, кариотины которых ранее были исследованы методом морфометрии [Heneen, 1962]. Авторы выявили неоднородность плотности ДНК по длине хромосом: плотность окраски по Фельгену в каждом плече уменьшалась от проксимальных районов к дистальным, в теломерных участках она вновь увеличивалась, что соответствовало наличию узелковых образований [Lima de Faria, 1952a, b]. Области с резким снижением плотности ДНК авторы считают соответствующими первичным и вторичным перетяжкам. Специфичность распределения плотности ДНК по длине каждой из 7 хромосом позволяет этот показатель использовать для идентификации хромосом. Хинни и Касперсон считают, что на основе оценки общего отношения (экстринкии) хромосомы идентифицировать нельзя, что обусловлено в этих целях отношением поглощения длинного плеча и короткого. Таким образом, нам кажется, что и в данном случае наблюдается аналогия с использованием морфометрических показателей. При этом существенно, что авторы испытывали затруднения при анализе инбредных линий, где можно ожидать снижения варьирования анализируемых показателей и идентификация хромосом которых представляется более реальной.

Параллельно с классификацией хромосом ржи на основе морфологических особенностей проводились исследования с целью их классификации на основе функционального генетического критерия, позволяющего выявить хромосомы ржи, функционально замещающие хромосомы различных гомеологичных групп пшеницы. Установление гомеологии хромосом пшеницы велось с использованием анеуплоидов на основе пуллитетрасомической компенсации [Sears, 1952]. Этот анализ возможно распространить и на всех представителей подтрибы *Triticinae*, что должно привести к единой универсальной классификации в пределах всей подтрибы. Гомеологичность — функциональная заменимость хромосом пшеницы хромосомами ржи — выявляется у дополненных и замещенных линий: ржаные хромосомы, компенсирующие отсутствие пшеничных, принадле-

жащих к определенной гомеологичной группе, считаются гомеологичными этой группе [обзор Gupta, 1971]. Хромосома ржи, компенсирующая эффект хромосом I гомеологичной группы, называется хромосомой 1R (R — обозначение генома ржи) и т. д. Выявлены случаи частичного замещения ржаной хромосомой хромосом сразу двух гомеологичных групп пшеницы, позволившие предположить, что такие ржаные хромосомы изменены транслокациями — $7R/4R$ и $4R/7R$ [Gupta, 1971; Darvey e. a., 1975; Bennett e. a., 1977; Zeller e. a., 1977]. Нужно сказать, что подобные работы, ведущиеся во многих лабораториях мира, выполняются с использованием различных сортов ржи и пшеницы, и при классификации хромосом ржи исследователи по-разному обозначают хромосомы [Gupta, 1971]. Кроме того, признаки, приносимые хромосомами ржи в дополненные и замененные линии пшеницы, не всегда проявляются или проявляются своеобразно вследствие взаимодействия генов ржи с генотипами пшеницы, что также вызывает трудности классификации хромосом ржи на основе функционального критерия.

Ученые из ФРГ [Koller, Zeller, 1976] пытались, скрещивая дополненные линии из разных источников, установить идентичность ржаных хромосом, входящих в эти линии, на основе анализа мейоза F_1 и некоторых генетических данных о локализации генов, контролируемых одноименные признаки у пшеницы и ржи. Так, анализ мейоза у растений F_1 от скрещиваний Chinese Spring/Imperial CR, Holdfast/King II и Kharkov/Dakold RAV показал, что ржаные хромосомы, обозначаемые в разных источниках как C, IV и V, гомологичны. В то же время эти хромосомы несут гены образования антоциана (красное окрашивание), уменьшенной кустистости и длинны соломины, дополнительных головок и сморщенных зерен [Riley, Chapman, 1958; Evans, Jenkins, 1960; Darvey, 1973; Rao, 1975]. В табл. 3 (строки 2, 3, 4) представлено предполагаемое соответствие хромосом ржи сортов Imperial, Dakold и King II из различных дополненных линий пшеницы, полученных на основе сортов Чайнз Спринг, Голдфаст и Харьков.

Успех в идентификации хромосом достигнут для многих видов растений и животных благодаря применению новой техники цитологического исследования, выявляющей линейную неоднородность хромосом на основе дифференциальной окраски. По мнению Воца [Vosa, 1977], эти методы революционизировали цитогенетику, не только позволяя описывать кариотип, но и способствуя более глубокому пониманию структуры и организации хромосом.

Дифференциальное окрашивание было применено и для хромосом ржи. Следует заметить, что лишь два метода дифференциального окрашивания хромосом ржи дали положительные результаты — окрашивание с использованием флюорохрома бензимидазола (Hoechst, 33258) [Sarma, Natarajan, 1973; Vosa,

Таблица 3. Сопоставление основных классификаций хромосом культурной ржи, осуществленных различными авторами

№	Обозначения хромосом							Метод классификации	Авторы
1	1R	2R	3R	4R, 7L	5R	6R	7R/4R	Функциональный тест	Gupta, 1971
2	E	B	G	C	A	F	D	Функциональный тест, морфология растений	Sears, 1966, цит по: Gupta, 1971
3	V	III	VI	IV	I	II	VII	То же	Riley, 1965, цит по: Gupta, 1971
4	VII	II	I	V	VI	IV	III	" "	Evans, Jenkins 1960; Jenkins, 1966 цит. по: Gupta 1971
5	VII	I	II	IV	VI	V	III	Транслокационный тест, морфометрия, дифференциальная окраска	Sybenga, Wollers 1972; De Vries Sybenga, 1976
6	7	1	3	4	6	5	2	Морфометрия хромосом	Heneen, 1962
7	II	IV	I	III	VII	VI	V	То же	Генетский, 1931
8	G	A	C	D	F	E	B	Дифференциальная окраска	Merker, 1975
9	V	II	III	I	VI	VI	IV	Нахлестный анализ	Uina de Vries 1952
10	7	2	1	1	6	1	5	Дифференциальная окраска	Гухонович, 1975
11		1	1	1	6	1	4	То же	Нанова, 1974
12	7	1	2	1	6	2	5	" "	Авса, 1974
13	G	A	C	D	F	E	B	" "	Weinmarch 1975
14	7	1	3	4	6	5	2	" "	Giraldez e. a., 197
15	7	1	3	4	5	6	2	" "	Schlegel, Friedrich, 1975
16	G	A	C	D	E	F	B	" "	Sturm, 1978, цит по: Schlegel, Mettin, 1982
17	C	A	F	G	D	E	B	Морфометрия хромосом	Pathak, 1940
18	VII	I	V	III	IV	VI	II	То же	Tjio, Levan, 1950

Примечание: Первые 4 строчки соответствуют номенклатуре хромосом, предложенной на основе функциональных тестов и морфометрии хромосом у дополненных и замещенных линий пшеницы. Это сопоставление приведено в работе Koller, Zeller, 1976. Сопоставления 1, 2, 5 строк взяты из работы De Vries, Sybenga, 1976 и Zeller e. a., 1977. Сопоставления 6—8 приведены в работе Merker, 1975, сопоставления классификаций 4, 6, 7, 9, 17, 18 приведены в работе Heneen, 1962, а 8, 10, 11, 12 — в работе И. А. Тихоновича, 1975. Строки 13, 14, 15, 16 взяты из аналогичной таблицы, составленной Schlegel, Mettin, 1982, сопоставления, проведенные ими, за небольшим исключением хорошо совпадают с нашими.

1974] и модифицированный метод денатурации-ренатурации с последующей окраской по Гимза [Sarma, Natarajan, 1973; Тихонович, 1974, 1975а, б; Щапова, 1974; Щапова, Баутина, 1974; Gill, Kimber, 1974; Verma, Rees, 1974; Vosa, 1974, 1977; Darvey, Gustafson, 1975; Merker, 1975; Schlegel e. a., 1975, цит. по: Jones, 1978; Singh, Röbbelen, 1975; Weimarck, 1975; Тихонович, Фадеева, 1976; De Vries, Sybenga, 1976; Kranz, 1976; Bennett e. a., 1977; Zeller e. a., 1977; Jones, 1978; Pilch, 1978b; Giralde e. a., 1979; Събева, 1980]. Наибольшую популярность приобрел последний метод, выявляющий С-блоки, соответствующие конститутивному гетерохроматину.

Выделяют 4 области цитогенетических исследований у ржи, где успешно используется дифференциальная окраска по Гимза [De Vries, Sybenga, 1976]. Во-первых, исследователи считают возможным на основе окрашивания по Гимза идентифицировать все хромосомы набора. Во-вторых, возможно идентифицировать хромосомы, плечи хромосом и отдельные сегменты хромосом в транслокациях [De Vries, Sybenga, 1976; Singh, Röbbelen, 1977] и дополнительные хромосомы в трисомиях [Zeller e. a., 1977; Pilch, 1978b]. В-третьих, идентификация хромосом ржи возможна у дополненных линий пшеницы [Gill, Kimber, 1974; Darvey, Gustafson, 1975; De Vries, Sybenga, 1976]. В-четвертых, возможно распознавание индивидуальных хромосом ржи в межвидовых гибридах и амфидиплоидах, в основном у Triticale [Merker, 1973, 1975; Weimarck, 1974; Darvey, Gustafson, 1975, и др.].

Можно добавить еще использование дифференциального окрашивания для сравнения каротинов дикорастущих видов и культурной ржи при изучении путей эволюции в роде *Secale* [Kranz, 1976; Щапова, Кобылянский, 1976; Bennett e. a., 1977; Singh, Röbbelen, 1977; Vosa, 1977; Щапова, 1977].

К этой проблеме тесно примыкает вопрос о внутри- и межвидовой изменчивости гетерохроматиновых сегментов хромосом, выявляемых по методу Гимза. Специальные работы в этой области еще только начаты [Тихонович, 1975а, б, 1979; Giralde e. a., 1979; Атаева и др., 1982; Семенов, Семенова, 1982].

Наконец, дифференциальная окраска используется и при изучении мейотических хромосом, изменений в поведении хромосом в мейозе и на премейотических стадиях [Kranz, 1976; Thomas, Kaltsikes, 1976; Щапова, Кобылянский, 1976; Bowman, Rajhathy, 1977; Roupakias, Kaltsikes, 1977; Jones, 1978; Giralde, Orellana, 1979; de la Pena e. a., 1979].

В рамках настоящей главы мы остановимся в основном на проблеме идентификации хромосом ржи и описании кариотипов с использованием дифференциального окрашивания, так как несомненно, что эта проблема лежит в основе других перечисленных областей применения данного метода.

Хромосомы ржи характеризуются наличием в теломерных

районах обоих плеч крупных темноокрашенных блоков, которые варьируют по размеру и интенсивности окраски. В кариотипах различных форм теломерные сегменты гетерохроматина у отдельных хромосом могут отсутствовать либо на одном, либо на обоих плечах. Выявление этих блоков совпадает с наличием крупных узелковых образований в теломерных районах мейотических хромосом [Lima de Faria, 1952a, б]. Эти же участки характеризуются поздней репликацией [Lima de Faria, 1959; Darlington, Haque, 1966; Ayonoadu, Rees, 1973].

Прицентромерные блоки гетерохроматина, которые при использовании определенной методики выявляются у всех хромосом набора и остаются постоянными, не используются для целей идентификации [Тихонович, 1974, 1975б; Щапова, 1974; Gill, Kimber, 1974; Vosa, 1974, 1977; De Vries, Sybenga, 1976; Jones, 1978]. Эти полосы соответствуют гетерохроматиновым узелкам, выявленным в прицентромерных районах [Lima de Faria, 1952a, б].

Кроме того, гетерохроматин выявляется в виде узких интеркалярных полос, которые нестабильны: они могут совсем не обнаруживаться в отдельных клетках, поэтому для анализа отбирают на препарате клетки, где в хромосомах выявлено максимальное число интеркалярных полос. Более четкие из них, которые выявляются в данной хромосоме у всех растений, используются для идентификации хромосом наряду с теломерными блоками.

Остановимся более подробно на результатах исследования дифференциального окрашивания хромосом ржи, выполненного в лаборатории генетики растений ЛГУ [Тихонович, 1974, 1975а, б; Тихонович, Фадеева, 1976]. Анализировали хромосомы 10 различных форм ржи, среди которых 4 популяции и 6 инбредных линий, выделенных из этих популяций. Неоднородность структуры хромосом выявлялась по методу BSG с окраской по Гимза. Идентификацию хромосом вели по следующим признакам: 1) положение центромера; 2) наличие крупных блоков теломерного гетерохроматина на одном или на обоих плечах; 3) количество и расположение интеркалярных полос.

Среди метацентрических хромосом все три пары имели блоки теломерного гетерохроматина на обоих плечах (рис. 1). Субметацентрические хромосомы несли крупные блоки только на коротких плечах, спутничная хромосома имела гетерохроматин на обоих плечах и в районе вторичной перетяжки. Прицентромерный гетерохроматин выявлялся во всех хромосомах. На кариограмме вначале располагали группу метацентрических хромосом, затем субметацентрические хромосомы. В пределах групп хромосомы располагали в порядке убывания общей длины. Первая и вторая пары характеризовались сходным распределением гетерохроматина, и их различали только по размеру. Частота встречаемости интеркалярных полос варьировала на

препаратах от 10 до 100%, и поэтому для идентификации хромосом использовали те метафазные пластинки, на которых видны все интеркалярные полосы.

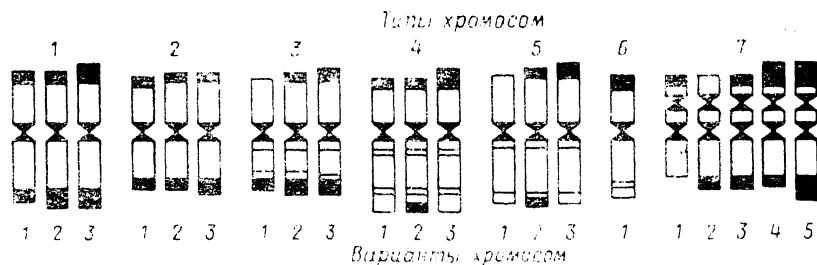


Рис. 1. Изменчивость хромосом по размерам теломерных гетерохроматических районов.

В ходе анализа было обнаружено, что гомологичные хромосомы у растений из популяций не всегда совпадали по рисунку гетерохроматина. Наблюдались различия по размеру гетерохроматических блоков. Анализ кариотипов растений из популяций показал, что каждое третье растение несет хотя бы одну хромосому с измененным теломерным блоком. Было исследовано 71 растение. Из них 42 были гетероморфны по одной паре хромосом, 17 — по двум и 11 — по трем парам, обнаружено также одно растение, гетероморфное по 4 парам хромосом. Все исследованные популяции характеризовались различной частотой встречаемости разных вариантов хромосом. В каждой из них всегда есть вариант, который встречается чаще остальных. Поэтому на основе анализа удается описать своеобразие популяции по ее хромосомному составу. Каждое растение популяции, как правило, характеризовалось своеобразным кариотипом. В гетероморфных парах гомологи устанавливали методом исключения.

Выделенные из популяций инбредные линии обладали по сравнению с исходными популяциями двумя основными характеристиками: 1) полной гомоморфностью гомологичных хромосом: у каждого из исследованных 250 растений инбредных линий каждая хромосома представлена лишь одним вариантом; 2) индивидуальностью кариотипа каждой линии. Некоторые из инбредных линий несли маркерные хромосомы, которые отличались от гомологичных им в других линиях размерами гетерохроматических районов. Все растения линий были однородны по этим показателям. Видимо, разные варианты гетероморфных пар хромосом растений из популяций в результате инбридинга становились гомоморфными. Так как в пределах линии растения однородны по характеристикам кариотипа, это дает возможность использовать новый признак — размер темноокра-

шенных блоков — для идентификации хромосом. Визуальная оценка размеров темноокрашенных участков хромосом у разных линий выявила различия между линиями по некоторым хромосомам. Три линии Б, выделенные из популяции Белозерская, имели 5-ю хромосому, почти полностью лишенную теломерного гетерохроматина. Сходный вариант был найден и в популяции, но для линий Б эта хромосома может рассматриваться как маркерная.

Растения линии Ст191-3, выделенной из популяции Стал, характеризовались своеобразием первой пары хромосом, легко идентифицируемой по крупному блоку в теломерном районе.

Исследование гибридов F_1 и F_2 от скрещивания двух линий различавшихся по маркерным признакам хромосом 5 и 1, показало, что отличительные признаки хромосом родительских форм сохраняются у гибридов F_1 и наследуются по менделевской схеме — из F_2 выделены растения, гомоморфные и гетероморфные по вариантам исследуемых хромосом в соотношении 1:2:1, а это указывает на то, что хромосомы комбинируются независимо от размера гетерохроматиновых районов, т. е. утери или увеличение теломерных блоков не влияют на расхождение хромосом и действительно могут быть использованы в качестве хромосомных маркеров.

Исследователи из Испании также отмечают высокий полиморфизм хромосом по рисунку поперечной исчерченности трех сортовых популяций, отмечены различия между гомологами [Giraldes e. a., 1979]. Исследованные в той же работе инбредные линии имели гомоморфные гомологичные хромосомы, однако наблюдалось меньшее количество гетерохроматина на хромосомах растений инбредных линий.

Таким образом, важным результатом этих работ является демонстрация высокой изменчивости хромосом ржи в отношении гетерохроматиновых районов в популяциях культурной ржи, следовательно, этот признак для целей идентификации хромосом нужно использовать с осторожностью. Кроме того изучение изменчивости хромосом, выявляемой при дифференциальной окраске, имеет и самостоятельный интерес, так как позволяет более успешно исследовать хромосомный полиморфизм в популяциях и открывает возможности для выяснения функциональной значимости гетерохроматина, которая остается пока неизвестной. Высокая частота гетероморфизма по гомологичным хромосомам в популяциях, выявляемая при использовании дифференциального окрашивания хромосом, в совокупности с результатами морфометрического анализа приводит к заключению об уникальности кариотипа любого растения, т. е. кариотип так же индивидуален как и генотип [Тихонович, 1979]. В таком случае стабильный кариотип у таких перекрестноопыляющихся самонесовместимых видов, как рожь, может характеризовать лишь гомозиготны

гибридные линии. Популяцию же можно охарактеризовать некоторым усредненным кариотипом при условии исследования достаточной выборки и оценки изменчивости.

В связи с этим нам кажется целесообразным уточнить самое понятие кариотип. Термином «кариотип» предлагается обозначать характеристику морфологических особенностей хромосомного набора одной особи или группы однородных по этим показателям особей. Это определение не идет в разрез с определением кариотипа как совокупности «ядерных особенностей организма или их группы» — в виде той или иной систематической единицы» [Левитский, 1931, цит. по: Левитский, 1976, с. 286]. Но, учитывая варьирование характеристик кариотипа у особей в популяциях перекрестноопыляющихся растений, следует признать, что как характеристика той или иной систематической единицы понятие кариотип становится очень расплывчатым, так как вид у аллогамных растений может быть охарактеризован лишь усредненным кариотипом и это, вероятно, требует использования специального термина.

Мы, таким образом, возвращаемся к дискуссии об объеме понятия кариотип, ведущейся с 30-х годов. Хотя в 50-х годах был предложен термин «фундаментальный кариотип» [Battaglia, 1952, цит. по: Ригер и Михаэлис, 1967] для описания общих свойств хромосом вида, однако такая терминология плохо прижилась вследствие многозначности использования термина «кариотип». По аналогии с существующими парами генетических терминов: «геном — генотип», «плазмон — плазмотип» мы предлагаем ввести термин «кариом» для описания хромосомной специфики вида, считая его аналогичным термину «фундаментальный кариотип», а термин «кариотип» использовать для описания наборов хромосом отдельных растений и форм. Это предложение не противоречит представлению Г. А. Левитского о кариотипе как «комплексе ядерных признаков, распространяющих свое значение в разных случаях на особь, расу или вид... и кариотипическая характеристика подлежит тому же правилу относительности систематических признаков, как и обычные морфологические» [Левитский, 1931б, цит. по: Левитский, 1976, с. 314—315]. Таким образом, кариом включает общие черты организации хромосомного набора вида и в некоторых случаях рода. Руководствуясь этим определением, можно назвать характерные особенности кариома *Secale cereale*: его составляют крупные, трудно различимые по длине метацентрические и субметацентрические хромосомы, среди которых надежно выделяется одна спутничная с ядрышковым организмом; гетерохроматин четко выявляется в прицентромерных и теломерных районах хромосом, что совпадает с распределением крупных хромомеров и узелков. Хромосомы, составляющие кариом ржи, характеризуются сходным планом организации, что обнаруживается при исследовании их различными ме-

тодами (морфометрия, дифференциальное окрашивание, автордиография, микрофотометрия, пахитенный хромомерный анализ).

Большинство исследователей, изучавших линейную неоднородность хромосом у ржи методом дифференциального окрашивания, отмечают наличие полиморфизма по структуре отдельных хромосом [Vosa, 1974, 1977; Darvey, Gustafson, 1975; Singh, Röbbelen, 1975; Weimarck, 1975; De Vries, Sybenga, 1976; Bennett *et al.*, 1977; Атаева и др., 1982; Семенов, Семенова, 1982]. Однако выявление полиморфизма не было целью большинства этих работ, и поэтому авторы исследовали ограниченные выборки отдельных образцов. При исследовании кариотипов четырех сортов культурной ржи: Империял, Кинг П. Даколд и Петкус, а также серии дополненных линий сорта пшеницы Чайнлиз Спринг, Голдфаст, Харьков и FES, дополненных хромосомами перечисленных выше сортов ржи [Darvey, Gustafson, 1975], отмечается, что 5 из 7 хромосом ржи (1R, 3R, 4R/7R, 5R и 6R) характеризовались константностью, а другие две (7R/4R и 2R) сильно варьировали по наличию гетерохроматиновых сегментов, отношению плеч и длине. Например, хромосома 7R/4R у одной формы была медианной, у другой — субмедианной, один вариант ее характеризовался наличием темноокрашенного блока на одном конце и более слабо окрашенного — на другом, другой вариант этой хромосомы имел одинаковые блоки на концах обоих плеч. Авторы утверждают, что им довольно легко удалось идентифицировать хромосомы ржи в составе различных амфидиплоидов *Triticale*, за исключением варьирующих хромосом. Идентифицируя хромосомы ржи в составе *Triticale* разного происхождения, Меркер [Merker, 1975] обозначил буквами от А до Г типы хромосом на основе морфометрического изучения и результатов дифференциального окрашивания. Сопоставляя свои данные с литературными, он пришел к выводу, что его идентификация совпадает с идентификацией хромосом от 1 до 7, которую осуществил Хинин [Hennip, 1962] на основе морфометрии. Проведенное сопоставление классификации хромосом по Меркеру и классификации на основе функционального теста показало, что хромосома А соответствует хромосоме 2R, С — 3R, Е — 6R, F — 5R, ядрышковая хромосома G является хромосомой 1R, хромосомы В и D частично гомологичны 7-й и 4-й группам (табл. 3), так как являются транслоцированными [Gupta, 1971]. Автор отмечает значительную изменчивость хромосом ржи по размерам гетерохроматиновых сегментов, по относительной длине и соотношению плеч. Воза также наблюдал изменчивость по гетерохроматиновым сегментам отдельных хромосом, выявляемым по методу Гимза [Vosa, 1974]. Ряд авторов [Weimarck, 1975; Bennett *et al.*, 1977], несмотря на отмеченный ими высокий полиморфизм, считают, что гетерохроматиновый рисунок хромосом мо-

жет быть диагностическим признаком для отдельных видов ржи. Наибольший полиморфизм в популяциях ржи наблюдался по структуре спутничных хромосом [Тихонович, Фадеева, 1976; Щапова, 1977]. Кроме того, различные варианты спутничных хромосом были выявлены у нескольких инбредных линий [Тихонович, Фадеева, 1976].

Де Фриз и Сибенга [De Vries, Sybenga, 1976] осуществили попытку привести в соответствие разные номенклатуры хромосом ржи (табл. 3): 1) основанную на морфометрическом изучении серии линий с транслокациями [Sybenga, Wolters, 1972]; 2) основанную на гомеологии с определенными пшеничными хромосомами [Gupta, 1971]; 3) основанную на поперечной нечерченности, выявляемой при окраске по Гимза [Verma, Rees, 1974; Gill, Kimber, 1974; Darvey, Gustafson, 1975; De Vries, Sybenga, 1976]. Сравнивая данные литературы по распределению гетерохроматина в отдельных хромосомах с полученными в собственной работе, они пришли к выводу, что, несмотря на варьирование параметров хромосом (размер хромосом и положение центромеры), можно предположить достаточное соответствие классификаций хромосом (табл. 3).

Итак, прежде всего следует отметить, что вопреки оптимистическим утверждениям многих авторов [Sarma, Natarajan, 1973; Gill, Kimber, 1974; Verma, Rees, 1974; Kranz, 1976; Bennett *с. а.*, 1977; Семенов, Семенова, 1982] методы дифференциального окрашивания не оказались особенно успешными для целей идентификации хромосом ржи [De Vries, Sybenga, 1976; Jones, 1978]. Характерно, что результаты изучения распределения гетерохроматина в хромосомах по методу Гимза и с помощью окраски флюорохромом Hoechst 33258 совпадают в общих чертах с результатами, полученными на основе изучения кариотипов ржи морфометрическими методами и при анализе организации мейотических хромосом на пахитенной стадии (табл. 3). С помощью дифференциального окрашивания выявлено сходство в распределении конститутивного гетерохроматина у всех хромосом набора, хотя рисунок, размер и проявление отдельных темноокрашенных полос могут варьировать. Результаты, полученные разными авторами, совпадают лишь в основных чертах, так как в разных работах использовались несколько различные варианты методики окраски по Гимза.

Сопоставление результатов, полученных разными авторами, затруднено не только отсутствием единой методики дифференциального окрашивания, но и тем, что авторы исследуют различный материал и имеют дело, по-видимому, с различными структурными вариантами одних и тех же хромосом. Отсутствие единой системы в обозначении хромосом еще больше затрудняет сравнение результатов.

В табл. 3 мы пытались представить основные классификации хромосом, осуществленные различными авторами с исполь-

зованием различных методов. Мы не проводили сопоставления хромосом на основе описания их авторами, а воспользовались тем, что такие сопоставления проведены ими самими и составили объединенную таблицу, используя отдельные фрагменты полученные авторами.

Мы разделяем мнение Нюрнберг-Крюгер [Nürnberg-Krüger, 1979] о том, что представление о кариомах (фундаментальные кариотипах) видов в роде *Secale* можно составить на основе анализа всей амплитуды изменчивости по всем признакам хромосом, выявляемых различными методами, на основе международного соглашения о принципах классификации хромосом и при стандартизации методик. Нам кажется целесообразным для таких практически важных культур, как рожь, с трудноидентифицируемыми хромосомами создание линий с конструированным кариотипом, где хромосомы надежно различались бы по морфологии и характеризовались бы своеобразием рисунка — распределения гетерохроматина. Это позволило бы использовать такие линии как тестерные в скрещиваниях для идентификации хромосом у любых форм, что существенно как для селекционных целей, так и для изучения изменчивости в пределах видов и между видами по характеристикам хромосом. Именно создание таких тестерных линий, по нашему мнению, обеспечит возможность надежной идентификации хромосом у видов с высокой кариотипической изменчивостью.

Новый этап в исследовании структуры хромосом открывает применение биохимических методов определения фракционного состава ДНК (денатурация, реассоциация ДНК, анализ плавающей плотности ДНК и др.). Этими методами было показано, что приблизительно 70–75% генома ржи состоит из повторяющихся нуклеотидных последовательностей, 25–30% генома представлены медленно ренатурирующими, вероятно уникальными последовательностями длиной меньше 1500 нуклеотидов, которые распределены между повторами, насчитывающими от 400 до 3500 нуклеотидных пар [Smith, Flavell, 1977]. Менее 4% генома ржи составляют инвертированные дубликации — палиндромы (обращенные повторы), которые у ржи, как и у многих других организмов, организованы в «кластеры» и располагаются регулярно и нерегулярно в геноме. Предполагается, что палиндромы имеют определенное значение в процессах конъюгации хромосом и кроссинговера. Сателлитная ДНК, состоящая из повторяющихся последовательностей, вероятнее всего локализуется в тех же районах хромосом, что и гетерохроматин, таким образом, можно предполагать, что особый состав ДНК в гетерохроматине определяет весь комплекс его свойств. Однако при наличии необычайно большого количества повторяющихся последовательностей в геноме ржи гетерохроматиновые сегменты выявляются не более чем в 35% всей длины хромосом, и данный факт свидетельствует о том, что не все повто

ряющиеся последовательности ассоциированы с гетерохроматином [Ranjekar e. a., 1974], а большая часть повторяющихся последовательностей ДНК распределена по всему геному. Эти работы [Ranjekar e. a., 1974; Rimpau, Flavell, 1975; Smith, Flavell, 1977, и др.] демонстрируют наличие неоднородности структуры ДНК в хромосомах, которая лежит в основе их структурной неоднородности. ДНК, содержащаяся в гетерохроматиновых районах хромосом, недавно была дополнительно исследована [Appels e. a., 1978]. От 25 до 50% ДНК теломерного гетерохроматина составляют высокоповторяющиеся последовательности, характеризующие фракцию с плотностью 1,701 г/см³. Эта фракция в ДНК всего генома составляет лишь 2—4%, и 80% ее сконцентрировано именно в теломерных гетерохроматиновых районах. Полиинимидиновые высокоповторяющиеся последовательности ДНК оказались приуроченными в основном к интеркалярным (также, возможно, гетерохроматиновым) районам хромосом. Использование гибридизации *in situ* с определенной меченой РНК, позволяющее выявлять места локализации упомянутых повторяющихся последовательностей ДНК в хромосомах, дало возможность авторам довольно успешно использовать этот метод для идентификации хромосом ржи.

2 ХРОМОСОМНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ

Хромосомный полиморфизм по структурным перестройкам является характерной и часто адаптивной чертой многих природных популяций. Транслокации могут фиксироваться в популяциях либо в гомозиготной фазе, как у различных видов ржи [Nakajima, 1954, 1956; Price, 1955; Riley, 1955; Stutz, 1957; Nürnberg-Krüger, 1960; Khush, Stebbins, 1961, и др.] или в гетерозиготной форме, как у *Oenothera*, *Campanula* и *Rhoco* [Darlington, 1956; Cleland, 1962]. В то же время в популяциях многих аутбредных видов встречаются транслокации, не являющиеся обязательными для всех особей и представленные с различной частотой (floating) в популяциях [Stebbins, 1950; Darlington, 1956]. Их присутствие и поддержание в популяциях объясняют, как правило, большей адаптивной ценностью особей, их несущих, за счет генных комплексов, которые они содержат [Stebbins, 1950; Darlington, 1956; Rees, 1961b, и др.]. Однако прямых данных, подтверждающих высказанное предположение, нет, хотя ряд работ направлен на доказательство этой гипотезы [Rees, 1961b; Bailey e. a., 1976, 1978]. Видообразование у ржи идет, вероятно, на основе структурных преобразований кариотипов посредством транслокаций, так как виды в пределах рода *Secale* различаются транслокациями (см. гл. 2). Можно предполагать, что в популяциях отдельных видов ржи существует хромосомный полиморфизм по перестройкам. Изменчивость кариотипов дикой и культурной ржи по

морфологическим признакам (изменение длины хромосом, отдельных плеч и центромерного индекса), а также по наличию и размерам теломерных блоков гетерохроматина позволяет предполагать изменение этих параметров хромосом за счет перестроек. Однако следует отметить, что специальных исследований по изучению полиморфизма по структуре хромосом ржи было предпринято мало. Мюнтцинг и Праккен [Müntzing, Praken, 1941], Пат [Putt, 1954] были первыми, кто показал наличие гетерозигот по транслокациям в популяциях культурной ржи при изучении мейоза. Гетерозиготность по транслокациям была выявлена и у *Secale kuprijanovii* [Hrishi, Müntzing, 1960; Nürnberg, 1967; Hrishi e. a., 1969].

Нами при обследовании всего 22 растений из популяции сорта Сталь было обнаружено 4 растения, гетерозиготных по транслокациям, причем в обмены были вовлечены разные хромосомы, так как в одном случае в транслокационный комплекс входила ядрышковая хромосома, а в других нет. При изучении 25 растений сорта Вятка и 8 растений сорнополевой ржи мы обнаружили по одному растению с транслокациями, а среди 21 растения популяции Белозерия из нашей генетической коллекции выявлено 2 растения, гетерозиготных по структурным обменам (рис. 2) [Смирнов, Соснихина, 1981а].



Рис. 2 Транслокации. В мейоцитах (метафаза I) видны простые кольца и цепь из четырех хромосом, ориентированная по типу «зигзаг».

Транслокации обнаружены у некоторых межлинейных гибридов, и это свидетельствует о том, что кариотипы линий различались по структурным обменам [Akdik, Müntzing, 1949; Putt, 1954; Thompson, 1956]. Некоторые транслокации возникают спонтанно и в линейном [Sybenga, 1960; Sybenga, Wolters, 1972], и в гибридном материале [Bailey e. a., 1978]. С дру-

гой стороны, известно [Sybenga, Wolters, 1972], что транслокации возникали вследствие рентгеновского облучения пыльцы гибридных линий ржи. Таким образом был получен набор тестерных линий с измененными за счет транслокаций хромосомами. Эти тестерные линии использовались авторами для идентификации хромосом, а кроме того, они могут быть использованы для идентификации иных транслокаций, выделенных или индуцированных в другом материале. Транслокации, изменяющие размеры хромосом и их отдельных плеч, наряду с трисомиками были использованы [Sybenga, 1970; Elci, Sybenga, 1976] как хромосомные маркеры, позволяющие изучать закономерности поведения хромосом в мейозе, в том числе хиазмообразования и конъюгации.

Нужно отметить, что, как правило, транслокации выявляют при изучении мейоза по наличию характерных транслокационных комплексов конъюгирующих хромосом в диакинезе и метафазе I. У гетерозигот по транслокациям за редким исключением значительно снижается фертильность в результате несбалансированных комбинаций хромосом, вызывающих гибель спор из-за определенного расхождения хромосом в мультивалентных комплексах (смежное расхождение), которое определяется ориентацией центромер в метафазе. Ориентация центромер по типу «зигзаг» ведет к чередующемуся типу расхождения хромосом (или альтернативному) и не вызывает снижения фертильности [Burnham, 1956]. В связи с этим обстоятельством для закрепления транслокации в популяции важен тип расхождения хромосом в транслокационном комплексе, и потому ряд исследований посвящен выяснению особенностей поведения хромосом в мейозе у гетерозигот по транслокациям [Thompson, 1956; Thompson, Rees, 1956; Lawrence, 1958; Rees, 1961b; Ahloowalia, 1963].

Исследователи сообщают, что в транслокациях хромосомы в тетраваленте ориентировались в метафазе I в основном по типу «зигзаг». Так, в работе Алувалия [Ahloowalia, 1963] показано, что хромосомы в мультиваленте ориентировались по типу «зигзаг» в 68,7% случаев. Канделла с соавторами [Candella et al., 1979] и Бейли с сотрудниками [Bailey et al., 1978] отмечают, что в анализируемых транслокациях альтернативное расхождение наблюдалось в 75% случаев. При исследовании транслокаций, обнаруженных в нашем материале, мы не выявили подобной закономерности: в 65,2% случаев наблюдали простые кольца в MI (рис. 2) и лишь в 34,8% — цепи и кольца, ориентированные по типу «зигзаг».

Замечено [Rees, Sun, 1965], что на расхождение хромосом в транслокационных мультивалентах могут влиять три фактора: 1) число хромосом, включенных в обмен: чем больше число хромосом, включенных в обмен, тем реже хромосомы расходятся регулярно в AI, II; 2) симметрия обмена: если участки об-

мена разных хромосом одинаковы, частота правильного расхождения выше; 3) частота и распределение хиазм: если хиазмы терминальные и число их невелико, то вероятность альтернативного расхождения выше. По мнению одних исследователей [Thompson, 1956], тип расхождения и ориентации мультивалентов контролируется генетически, другие [Lawrence, 1958] доказывают возможность увеличения частоты ориентации типа «зигзаг» при отборе на высокую фертильность у ржи. Это подтверждено при дальнейшем изучении тех же структурных обменов [Sun, Rees, 1967].

Недавно [Candela e. a., 1979] была описана уникальная ситуация в отношении частоты встречаемости и поддержания структурных обменов в популяции культурной ржи сорта Айлес (Ailes), произрастающей в Испании (Saraagosa). В случайно взятых в разные годы выборках растений из этой популяции обнаружено 20% растений, гетерозиготных по транслокациям. Авторы провели анализ выделенных транслокаций с целью установления числа независимых обменов и хромосом, вовлеченных в них. Для определения числа транслокаций растения, гетерозиготные по обменам, скрещивались с одним из них, использованным как тестер. Если две структурные гетерозиготы несут одну и ту же транслокацию, то в их потомстве обнаруживается расщепление 1 гомозигота (нормальная и по транслокации) : 1 гетерозигота по обмену. Если транслокации различны, то в потомстве выявятся двойные гетерозиготы с частотой 0,25. Если две различные транслокации включают одну и ту же хромосому, двойная гетерозигота в М1 мейоза будет давать $1x + 1y$, в то время как две транслокации, не имеющие общей хромосомы, в двойной гетерозиготе в М1 будут обнаруживать конфигурации $2x + 3y$.

Для того чтобы отличить гомозиготы по нормальным хромосомам от гомозигот по транслокациям, авторы скрещивали гомозиготные растения с растениями другого сорта, где не встречается структурных обменов. В результате такого анализа было показано, что хромосомный полиморфизм в популяции сорта Айлес обусловлен несколькими реципрокными транслокациями, в которые вовлечены 5 хромосом набора. Можно предположить, что в этой популяции транслокациями могут быть охвачены и все 7 хромосом. В то же время ни одна из 26 проанализированных гомозигот не была гомозиготной по транслокации. Следовательно, частота обменных гомозигот должна быть низкой. Авторы считают, что это не обязательно связано с отбором против гомозигот и определяется относительно большой частотой хромосом нормальной структуры и малой частотой транслоцированных хромосом в популяции. Работа испанских ученых демонстрирует, что полиморфизм по транслокациям в популяциях ржи может быть весьма значительным, и подкрепляет предположение о существенной роли транслокаций в эво-

люции карiotипов в роде *Secale*. Кроме того, это единственное сообщение о поддержании в популяции ржи частоты структурных гетерозигот на определенном уровне (около 20% по данным независимо взятых выборок в разные годы).

3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАРИОТИПА ПО ЧИСЛУ ХРОМОСОМ

Род *Secale* по сравнению с другими представителями подтрибы *Triticinae* характеризуется отсутствием естественного полиплоидного ряда. Все виды ржи имеют диплоидное число хромосом, равное 14. Можно полагать, что эволюция в пределах рода *Secale* шла на основе хромосомных перестроек (транслокаций) и накопления генных различий на диплоидном уровне. Однако экспериментальная полиплоидия, а именно автотетраплоидия как один из методов получения новых форм является перспективной для селекции, и в этом направлении достигнуты значительные успехи. Получение и изучение экспериментальных полиплоидов представляет обширную самостоятельную проблему, которой посвящено много исследований и которая отражена в многочисленных публикациях. Обзор исследований, выполненных в этом направлении, не входит в нашу задачу. Укажем лишь, что в литературе зафиксировано несколько случаев спонтанного возникновения автотетраплоидов, триплоидов, гаплоидов и анеуплоидов в популяциях культурной ржи [Jain, 1960]. Кроме того, в популяциях сорнополевой ржи и диких видов часто обнаруживаются В-хромосомы, которые отличаются от основного набора размерами и высокой изменчивостью их числа от растения к растению и являются необязательными для нормального развития организма. Добавочные хромосомы исследованы у ржи достаточно обстоятельно, и обзор этих работ приведен в книге А. М. Менькович и А. А. Чеботаря [1976]. В данном разделе мы остановимся лишь на работах по исследованию гаплоидов, триплоидов и трисомиков.

Гаплоиды ржи относятся к группе моногаплоидов, и сообщения об их выделении в литературе редки [Müntzing, 1937; Nordenskiöld, 1939; Levan, 1942; Heneen, 1967; Puertas, Giraldes, 1979; Соснихина, Смирнов, 1981]. По предположению Д. Костова [1939], гаплоиды вообще трудно выделить у перекрестноопыляющихся растений, так как у многих из них в гетерозиготном состоянии накапливаются рецессивные аллели генов, резко снижающие жизнеспособность растений при их гомозиготизации. Эти гены, по-видимому, вызывают гибель части растений при инбридинге и в значительной степени ответственны за инбредную депрессию. Возможно, в силу этих же причин гибнут и гаплоиды на ранних стадиях развития. Для получения и изучения гаплоидов у перекрестноопыляющихся растений следует использовать инбредные линии, у которых достигнута

8
1
л
высокая степень гомозиготизации и аллели летальных и полу-
летальных генов выщепились в предыдущих поколениях инбри-
динга и устранены естественным отбором.

Большинство гаплоидов ржи, описанных в литературе, воз-
никали спонтанно и были выделены либо при специальном об-
следовании растений-близнецов [Müntzing, 1937; Sengbush,
1940; Zimmermann, 1951, цит. по: Jain, 1960], либо случайно
[Heneen, 1967; Соснихина, Смирнов, 1981]. Были предприняты
попытки искусственного получения гаплоидов у ржи [Müntzing,
1937; Nördenskiöld, 1939] путем воздействия низкотемператур-
ным шоком на опыленные колосья. Полученные гаплоидные
растения характеризовались пониженной жизнеспособностью и
в ряде случаев не доживали до колошения [Müntzing, 1937].

Исследование конъюгации хромосом у гаплоидов позволяет
судить о наличии внутригеномных гомологий в пределах гап-
лоидного набора и вносит вклад в понимание возможных путей
эволюции кариотипа, а также дает информацию о характере
гомологичной и негомологичной конъюгации хромосом. У моно-
гаплоидов часто наблюдаются в мейозе ассоциации хромосом,
которые можно рассматривать как негомологичные [Levan,
1942; Kimber, Riley, 1963; John, Lewis, 1965; Sadasivaiah, Kasha,
1971].

Мейоз у гаплоидов ржи, как и у всех моногаплоидов, пере-
дetermined. Большинство хромосом на стадиях метафазы нахо-
дятся в унивалентном состоянии. Однако Леван [Levan, 1942]
отмечает наличие мейоза у трех гаплоидов ржи, сообща-
ющих на тахитической стадии ассоциации хромосом, напо-
минающих конъюгацию. По его данным, хромосомы на этой
стадии конъюгировали на 50–80% их длины. Так как хромосо-
мы ржи мало различаются по длине, то не удается выявить
такие хромосомы объединяются друг с другом. Леван не обна-
ружил гетероморфности в наблюдаемых парах. Уже в дипло-
тене происходит постепенное ослабление конъюгации. В боль-
шинстве случаев истинных хиазм не наблюдается, а выявляется
перекручивание хромосом. На этой стадии видны 1–2 бивален-
та. В диакинезе выявляются биваленты и даже триваленты, но
хромосомы соприкасаются лишь в терминальных областях.
Нами при анализе мейоза у гаплоидного растения, спонтанно
возникшего в инбредном потомстве Белозерной линии, на ста-
дии диакинеза также наблюдались ассоциации хромосом, хотя
большинство клеток содержали униваленты (рис. 3, а) [Сосни-
хина, Смирнов, 1981]. Ассоциации из двух и трех хромосом не
были плотными, и во всех случаях сближенными были только
терминальные участки. Картин, которые можно было бы интер-
претировать как хиазмы, мы не наблюдали. Такого же рода
данные при исследовании диакинеза и метафазы получены
другими исследователями [John, Lewis, 1965; Heneen, 1967].
По данным Хинина, в метафазе I изученного им гаплоида окол-

81% клеток содержали только униваленты, 17% клеток имели 1 бивалент и 5 унивалентов, 2% клеток обнаружены с 2 бивалентами и 3 унивалентами. Биваленты имели ориентированные

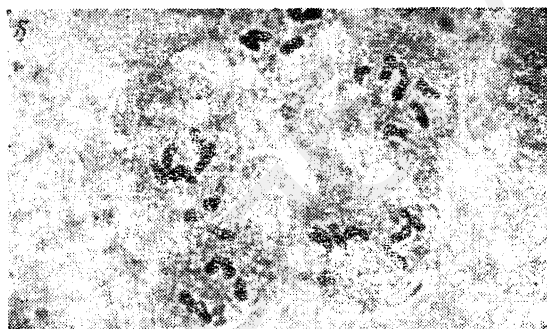
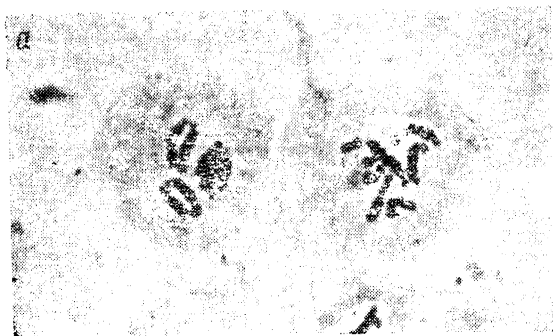


Рис. 3. Мейоз у гаплонда ржи.

a — диакинез, *б* — MI — AI.

центромеры. Недавно [Puertas, Giraldes, 1979] в MI у спонтанно возникшего гаплонда обнаружены различные ассоциации хромосом, наибольшее их число в клетке соответствовало 3. Авторы выявили хиазмы в MI, распределение которых хорошо совпадало с распределением Пуассона.

Ассоциации хромосом в профазе у гаплонда Леван [Levan, 1942] интерпретировал как негомологичные за исключением отдельных областей, которые, возможно, несут дублированные сегменты. Вопреки распространенному мнению, что негомологичная конъюгация не может привести к образованию хиазм, Леван предположил, что хиазмы, т. е. кроссинговер при негомологичной конъюгации, возможны, только механизм хиазообразования супрессирован и число хиазм на клетку будет ниже.

Ссылаясь на Холдена [Haldane, 1931, цит. по: Levan, 1942] он напоминает, что распределение хиазм у диплоидного организма не должно соответствовать распределению Пуассона, так как пары хромосом формируются неслучайно в каждой клетке и хиазмы образуются совсем не независимо одна от другой (интерференция). В противоположность этому следует ожидать у гаплоидного организма распределение хиазм, соответствующее распределению Пуассона, что и будет отражать случайность в распределении их вдоль хромосом. К таким выводам при оценке числа хиазм пришли и Пуэртас и Джиральдес. Однако последние авторы на основании анализа различных сочетаний спаренных хромосом в М1 заключили, что не все хромосомы у гаплоида спариваются случайно.

Тип расхождения хромосом в А1 был также не случайным, а, по их мнению, соответствовал характеру ассоциаций хромосом в М1. Помимо этого, в анафазе были выявлены мосты, что соответствует наблюдениям других авторов [Levan, 1942; Непесн, 1967; Соснихина, Смирнов, 1981]. Леван сообщает, что в его материале простые мосты в анафазах встречались с частотой около 12%, а двойные — с частотой около 39%. Появление мостов можно рассматривать как результат хроматических разрывов и слияний. Некоторые авторы мосты в анафазах у гаплоидов рассматривают как последствия истинных обменов между гомологичными хромосомами, что должно вести к образованию транслокаций [Michel, Burnham, 1969; Weber, Alexander, 1972]. В отдельных случаях это удалось показать, например для гаплоида кукурузы [Weber, Alexander, 1972]. Минимальные у гаплоида ржи расходятся случайно (рис. 3, б), часто наблюдается поперечное деление центромеры и эквационное разделение унивалентов, иногда хромосомы в А1 совсем не расходятся к полюсам.

Второе деление полностью нерегулярно, в МII встречаются беспядерные клетки, в других клетках перегородка часто проходит через группу хромосом, в АII отдельные хромосомы делятся эквационно и расходятся к полюсам; те же, что эквационно поделались уже в первом делении, остаются в экваториальной зоне, впоследствии формируя микроядра. В АII наблюдались также дицентрические мосты. В результате мейоза формировались споряды, различные по размеру, с варьирующим числом ядер: монады, диады, триады, тетрады (редко), в некоторых спорах совсем не было ядер.

В целом картина мейотического деления у гаплоидов ржи описанная различными авторами, совпадает. Однако имеются расхождения в интерпретации ассоциаций, наблюдаемых в профазе мейоза. Ряд авторов полагают, что такие ассоциации хромосом у гаплоида ржи не связаны с обменной конъюгацией, а отдельные крестообразные конфигурации не являются хиазмами и представляют собой перекручивание хроматид. На позд-

них стадиях профазы — в диакинезе, а также в метафазе I бивалентные и тривалентные ассоциации хромосом можно рассматривать как негомологичные, обусловленные притяжением гетерохроматиновых областей, либо объединением из-за сходства структуры хромосом ржи, выявляемой на основе изучения хромомерного строения, молекулярной организации, сходства в распределении гетерохроматиновых областей. Леван, а также Пуэрта и Джиральдес предполагают наличие частичной гомологии по отдельным районам хромосом, отражением чего являются хиазмы, которые, как полагают авторы, они наблюдали в незначительном количестве.

Триплоиды лишь изредка были обнаружены в популяциях ржи [Müntzing, 1938; Kostoff, 1939; Lamm, 1944]. Однако интерес к триплоидам не угасает, так как они являются основным источником трисомиков, и в последние годы опубликован ряд сообщений о получении их методом скрещивания диплоидной и тетраплоидной ржи. Нужно отметить, что триплоидные растения у ржи этим методом получить трудно, так как между диплоидной и тетраплоидной рожью существует репродуктивная изоляция (см. обзоры: Мошкович, Чеботарь, 1976; Кедров-Зихман, Шилко, 1979). Известно, что прогамная фаза оплодотворения при скрещиваниях $4n \times 2n$ и $2n \times 4n$ происходит успешно при небольших отклонениях [Hakanesson, Ellerström, 1950]. Однако при развитии зародыша и эндосперма наблюдаются нарушения, которые по-разному проявляются в различных вариантах скрещиваний. Большинство авторов отмечают, что причиной гибели зародыша являются нарушения в развитии эндосперма и последующая его дегенерация, но некоторым исследователям, несмотря на это, удается получать зерновки, дающие триплоидные растения. Частота появления триплоидных растений ржи в скрещиваниях различна, более успешной была комбинация $4n \times 2n$, чем $2n \times 4n$ [Маханец, 1968; Mettin, Müller, 1970; Чугункова, 1974; Pilch, 1978a; Кедров-Зихман, Шилко, 1979].

Большинство исследователей при объяснении реципрокных различий в скрещиваниях диплоидов с тетраплоидами придерживаются гипотезы Мюнтцинга. По этой гипотезе определяющую роль в развитии гибридных зерновок от таких скрещиваний играет соотношение чисел хромосом в зиготе, эндосперме и материнских тканях. Возможно, эта гипотеза и не является исчерпывающей, но она наиболее общепринята.

Образовавшиеся в разнохромосомных скрещиваниях триплоидные семена характеризуются низкой жизнеспособностью, которая, по данным В. Н. Чередниченко и А. Ф. Шудылина [1973], составила 3,7%; по данным О. О. Кедрова-Зихмана и др. [1979], жизнеспособность триплоидных зерновок была 5,78% в варианте $2n \times 4n$ и 29,9% в варианте $4n \times 2n$.

Наряду с триплоидами, в скрещиваниях диплоидов и тетра-

плоидов выявляются растения с разными числами хромосом-анеуплоиды. Причем сообщается [Pilch, 1978a], что спектры анеуплоидов могут быть различны в зависимости от направления скрещивания: при скрещивании $4n \times 2n$ значительную часть потомства составляли триплоиды — 22,5%, диплоиды составляли 39,6%, тетраплоиды — 17,5%, остальные растения имели 15, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 27, 29 хромосом; в скрещивании $2n \times 4n$ модальным классом были диплоиды (94,5%), триплоиды образовывались с частотой 1,5%, анеуплоидов не было совсем, тетраплоиды встречались с частотой 3,6%.

Различия в реципрокных скрещиваниях между диплоидными и тетраплоидными формами, отмеченные в работе Пилча, объясняются, по-видимому, тем, что в мейозе у тетраплоидов расхождение хромосом часто осуществляется с нарушениями. Это приводит к формированию мега- и микроспор, содержащих не только 14 хромосом, но и другие количества хромосом — от 7 до 21. Среди мегаспор чаще функционируют более сбалансированные по набору хромосом — с 7, 14 или 21 хромосомами (основные и основные классы потомков при опылении гаплоидной пыльцой — диплоиды, триплоиды и тетраплоиды), но изредка могут функционировать и анеуплоидные мегаспоры. Если тетраплоиды используются в скрещивании с диплоидами в качестве опылителя, то среди их микроспор нормально функционируют, по-видимому, только 7- и 14-хромосомные, приводя к образованию диплоидных и триплоидных зерновок (зародышей). Первых образуется гораздо больше из-за того, что гаплоидные

Таблица 4 Хромосомные ассоциации в метафазе I у триплоидов ржи

Ассоциации хромосом	Доля клеток, содержащих данные ассоциации, %		
	Pilch, 1978a	Кедров-Зихман, Шияло, 1979	Чугункова, 1974
$1_{III} + 6_{II} + 6_I$	2,0	2,91	
$2_{III} + 5_{II} + 5_I$	5,5	14,56	
$3_{III} + 4_{II} + 4_I$	17,0	25,24	
$4_{III} + 3_{II} + 3_I$	24,0	27,18	35,9
$5_{III} + 2_{II} + 2_I$	27,5	20,38	38,7
$6_{III} + 1_{II} + 1_I$	17,5	6,79	
7_{III}	5,0	2,91	0
$7_{II} + 7_I$	1,5	0	0

Примечание: Незаполненные строки означают, что соответствующие данные не приведены в цитированной работе.

Шулыдин, 1971] до 15% в скрещивании $3n \times 2n$ [Metten, Müller 1970]. Нормальной пыльцы у триплоидов, исследованных Т. В. Чугунковой [1974], было около 41%. Озерненность триплоидов по данным Пилча, оказалась низкой: в среднем 2,7 зерновки на колос. Мейоз у триплоидов с неизбежностью приводит к образованию анеуплоидных спор, которые определяют хромосомный состав потомства триплоидов. В табл. 5 представлены данные о составе потомства триплоидов в разных вариантах опылений. Видно, что частота появления того или иного класса анеуплоидов, а также диплоидов и триплоидов зависит от исходного материала, типа опыления и направления скрещивания. Наиболее часто в потомстве триплоидов возникают диплоиды и трисомии, растения с 21 хромосомой возникают редко. Таким образом можно сделать вывод, что чаще всего функционируют зародышевые мешки из мегаспор с числом хромосом 7, 8 или 9. Слияние яйцеклетки таких зародышевых мешков с мужской гаметой $n=7$ даст начало диплоидным, трисомным и 16-хромосомным растениям (по-видимому, двойным трисомным).

Таким образом, приведенные результаты свидетельствуют о том, что, несмотря на репродуктивную изоляцию между триплоидной и тетраплоидной рожью, удастся в достаточном количестве получать триплоидные растения ржи, которые затем служат надежным источником трисомиков.

У диплоидных видов, к которым относится и рожь, как триплоиды, анеуплоидные формы типа нуллисомиков и моносомиков оказываются нежизнеспособными и наиболее распространенным классом жизнеспособных анеуплоидов являются трисомии. Получение полного набора (серии) трисомиков представляет несомненный интерес, так как использование их при проведении генетического анализа позволяет выявлять группы сцепления, ассоциировать группы сцепления с определенными хромосомами, что особенно существенно для такого объекта как рожь, генетика которой мало разработана. Одна из первых работ, выполненная в 20-х годах Блексли и Беллингом на трисомиках дурмана, рассматривалась генетиками как одно из доказательств в пользу хромосомной теории наследственности и тогда же стала ясна роль трисомиков в генетическом анализе. Кроме того, в настоящее время трисомии активно используются в цитогенетических исследованиях. Трисомии, являясь своеобразными маркерами хромосом, упрощают их идентификацию [Kamanoi, Jenkins, 1962; Балканджиева, Меттен, 1974; Zelle et al., 1977] и позволяют исследовать вопросы, связанные с конъюгацией хромосом, распределением и частотой хиазм [Sybenga, 1965a, b].

Впервые трисомии у ржи обнаружены Такаги [Takagi 1935, цит. по: Jain, 1960]. Растения содержали три спутничные хромосомы, Мюнтцинг и Праккен [Müntzing, Prakken, 1941] среди 167 растений сортовой популяции обнаружили два три-

сомных растения. В обоих случаях дополнительной была ядрышкообразующая хромосома, которая чаще всего не кировала с двумя другими в мейозе, и триваленты возникли с низкой частотой. В унивалентном состоянии эта добавочная хромосома часто образовывала собственное маленькое ядро.

Известно, что трисомии могут быть различного типа и сгруппированы в три основные категории: первичные, вторичные и третичные. Первичные трисомии имеют структурно измененную добавочную хромосому. У вторичных трисомий добавочная хромосома представлена изохромосомой, т. е. хромосомой, имеющей идентичные плечи. Третичные трисомии содержат добавочную хромосому, которая изменена перестройками, как правило, транслокациями. Эти классы трисомий в последние годы были получены у ржи. Так, вторичный трисомии ржи описан Каманои и Дженкинсом [Kamanoi, Jenkins, 1962] а также Сибенгой и Верхааром [Sybenga, Verhaar, 1975]. Трисомиика содержали дополнительную изохромосому по отношению к плечу спутничной хромосомы. Третичный трисомии описал Сибенга [Sybenga, 1966]. Он возник в потомстве ржи из-за транслокации. Автор получил и телотрисомии ржи по обоим плечам спутничной хромосомы [Sybenga, 1972].

Дальнейшие исследования были направлены на получение первичных трисомий. Лучшими источниками трисомий являются триплоиды. Трисомии были цитологически идентифицированы на основе морфометрических признаков хромосом [Kamanoi, Jenkins, 1962; Sybenga, 1965a; Балканджи Меттин, 1974], а также с использованием окраски по Целлеру [Zeller et al., 1977; Pilch, 1978b]. Помимо дифференциальной окраски Целлер с соавторами использовали скрещивания трисомий с тестерными линиями, несущими транслокацию [Sybenga, Wolters, 1972]. Если какая-то хромосома, участвующая в транслокации, гомологична хромосоме, находящейся в трисомном состоянии, в мейозе гибрида M1 наблюдали аномалии из 5 хромосом. Если же ни одна из транслоцированных хромосом не гомологична трисомной, то в мейозе, как правило, выявляются квадрилент и тривалент. Маркерные транслоцированные хромосомы наряду с дифференциальной окраской повышали надежность идентификации хромосом у трисомий.

Пилч также не встретил особых затруднений в идентификации хромосом при использовании дифференциальной окраски, так как исходные первичные трисомии им были чужды от триплоидов, образовавшихся в результате скрещивания линейного материала (диплоидной линии из сорта Рогали и тетраплоидной линии из сорта Борковская), а кариотипы бредных линий характеризуются стабильными признаками по морфометрическим данным, так и в отношении гетеротипового рисунка.

Полученные разными авторами серии первичных трисомик были изучены и по комплексу морфологических признаков и цитологически (обзор литературных и собственных данных см.: Кедров-Зихман, Шилко, 1979]. Цитологическое изучение важно в первую очередь в связи с выяснением возможности передачи экстрахромосомы потомству и, следовательно, поддержания трисомиков. Передача экстрахромосомы определяется в большой мере ходом мейоза у трисомика. Три гомолога могут конъюгировать различными способами, образуя тривалент какого-либо типа, либо бивалент и унивалент или три унивалента. Цитологическое изучение полных серий трисомиков в ржи показало, что количество ассоциаций хромосом изменялось в зависимости от типа добавленной хромосомы, т. е. было различным у трисомиков по разным хромосомам, исходного материала и условий выращивания. По данным О. О. Кедрова-Зихмана с соавторами [1979], количество клеток с тривалентами ($6_{II} + 1_{III}$) у различных трисомиков варьировало от 34,7 до 65,7%, количество мейоцитов с конъюгацией $7_{II} + 1_I$ колебалось от 34,3 до 65,3% и лишь в редких случаях встречались клетки с $6_{II} + 3_I$. На стадиях анафаз наблюдались отстающие хромосомы, которые включались в новые ядра, а в телофазе II и тетрадах наблюдались микроядра.

В результате мейоза образуются споры с разным числом хромосом. Экстрахромосома может передаваться и по женской и по мужской линии. Однако, согласно экспериментальным данным [Kampani, Jenkins, 1962], пылевые зерна с 8 хромосомами функционируют приблизительно с частотой 2,6%. Пилл сообщает, что трисомики возникают в потомстве с частотой 18%, у сортов же Петкус [Kampani, Jenkins, 1962] и Дана [Балканджиева, Меттин, 1974] — примерно с частотой 8%, причем трисомики по разным хромосомам характеризуются разной частотой передачи экстрахромосомы. По данным О. О. Кедрова-Зихмана и Т. С. Шилко [1979], создавших трисомную серию на основе триплоидов, полученных от скрещивания диплоидных сортов Гейне белозерная, Hellröggen 2 и Литовская-3 с тетраплоидными сортами Tetra Bernburger, Tetra Roggen и Tetra Biala, передача дополнительной хромосомы у простых трисомиков зависела от типа опыления (самоопыления трисомиков скрещивания трисомиков и скрещивания трисомиков с диплоидами в реципрокных комбинациях), а также от морфологического типа трисомиков.

Полученные трисомики различаются морфологически, так что большинство из них легко идентифицируется. Интересно, что морфотипы в сериях трисомиков, полученных разными авторами у разных сортов, большей частью совпадают. Каждая хромосома в трисомном состоянии вызывает специфическое изменение фенотипа. Таким образом, хотя номенклатура хромосом и способы их идентификации различны, можно на основ

морфологии растений составить суждение о хромосомах, находящихся в трисомном состоянии.

Пилч [Pilch, 19786] классифицировал полученную им серию трисомиков следующим образом (номенклатура хромосом дается автором в соответствии с данными Хинниа [Ненеев, 1962]):

Хр. 1 *caricoideum* — осоковидный, скрученные жесткие листья, тонкая очень жесткая соломина.

Хр. 2 *robustum* — мощный по развитию, толстая соломина, очень широкие листья, часто торчащие.

Хр. 3 *gramineum* — травянистый, хорошо кустится, с тонкой соломиной, очень слабые стебли, запаздывающие в цветении и колошении.

Хр. 4 *dependifoliaceum* — пониклые листья, очень длинные и тонкие.

Хр. 5 *pseudonormale* — не отличается от нормы.

Хр. 6 *erectum* — прямостоячий стебель с укороченными листьями, торчащими вверх.

Хр. 7 *fruticiforme* — кустистый, большое число стеблей, розетка простратная.

Судя по описанию, эти же формы выделены другими исследователями. Так, О. О. Кедров-Зихман и Т. С. Шилко [1979, 1980] выявили следующие морфотипы: карликовый, мощный с широкими листьями, травянистый, псевдонормальный, прямостоячий с торчащими жесткими листьями, кустовидный, слабый с длинными узкими листьями. В табл. 6 представлена морфологическая классификация четырех серий трисомиков и возможное соответствие между ними на основе фенотипического описания, данного разными авторами. Описания некоторых морфологических типов хорошо совпадают, однако полного соответствия, вероятно, ожидать не следует, так как сорта, используемые для получения трисомных серий, различны генотипически. Это подтверждается результатами, полученными Целлером с соавторами [Zeller e. a., 1977]: среди 5 идентифицированных ими трисомиков только некоторые совпадают с другими типами разных серий по фенотипу. Некоторое затруднение вызывает и отнесение морфотипов, выделенных О. О. Кедровым-Зихманом и Т. С. Шилко, к определенному классу, так как в их работе нет данных по идентификации хромосом, а морфологические типы варьируют в зависимости от условий выращивания и исходного генотипа [Балканджиева и Меттин, 1974; Кедров-Зихман, Шилко, 1979, 1980, и др.].

Т. С. Шилко и О. О. Кедров-Зихман осуществили попытку использовать полученные ими трисомики для установления групп сцепления у ржи. По их данным, гены, определяющие карликовость (*ct*), безлигульность (*el*) и отсутствие антоциана (*vi*), входят в одну группу сцепления, что совпадает с резуль-

Таблица 6. Классификация морфологических типов, наследуемых первичных грисмоков ржи (по: Pilch, 1978, с дополнениями)

Авторы		Доб. признаки, характерные для каждого типа (по: Хенсен, 1962)				
1		2	3	4	5	7
Kamanoi, Jenkins, 1962	Slender	Stout	Feeble	Semi-stout	Pseudo-normale	Bush
Балканджиева, Меттин, 1974	Parvum	Robustum	Graminum	Nutans	Pseudo-normale	Gracile
Pilch, 1978	Caricoidum	Robustum	Gramineum	Dependens-lutescens	Pseudo-normale	Fruticiforme
Кедров-Зихман, Шилко, 1979, 1980	Карликовый или прямостоячий	Мощный	Гравитационный	Слабый	Псевдонормальный	Кустовидный

татами, полученными в нашей лаборатории [Смирнов и др., 1978] на основе гибридологического анализа. По мнению О. О. Кедрова-Зихмана и Т. С. Шилко [1979], гены *st*, *el*, *vi* локализованы в спутничной хромосоме. По данным других авторов [Sturm e. a., 1982], использовавших первичные трисомии белозерного сорта Эсто, гены *H1* и *st* локализованы в хромосоме 7R/4R и ген *vi* (антоциановая окраска) — в хромосоме 3R.

Наряду с этим другая область применения трисомиков, а именно в цитогенетических исследованиях, развивается гораздо успешнее. Так, трисомии использованы для идентификации хромосом в межвидовых транслокационных комплексах [Heemert, Sybenga, 1972]. При скрещивании трисомиков *S. cereale* с другими видами ржи возможны две ситуации, возникающие при конъюгации хромосом межвидовых гибридов. В работе использованы виды, отличающиеся от *S. cereale* по двум транслокациям (см. гл. II). Первая ситуация: если экстрахромосома не входит в обменный комплекс, то в мейозе образуются гексавалент, тривалент и 3 бивалента. Вторая ситуация: если экстрахромосома входит в транслокационный комплекс, то в мейозу гибрида образуются гептавалент и 4 бивалента. Таким образом, авторам удалось

выяснить, по каким хромосомам различаются *S. cereale*, *S. cavilovii* и *S. montanum*.

Различные типы трисомиков используются также для изучения механизмов конъюгации хромосом, хиазмобразования и других аспектов поведения хромосом в мейозе [Sybenga, 1965a, b; Sybenga, Verhaar, 1975].

Заклячая эту главу, следует отметить, что выявление кариотипической изменчивости помогает решать одну из чрезвычайно важных проблем — проблему надежной идентификации хромосом ржи. Получение и исследование различных транслокаций дает дополнительные возможности для решения этой проблемы, от чего в значительной степени зависит дальнейшее развитие цитогенетических исследований в пределах рода *Secale*. Одним из важнейших направлений должна стать популяционная цитогенетика — характеристика природных и сортовых популяций по частотам различных вариантов определенных хромосом, по частотам определенных типов транслоцированных хромосом. Знание таких показателей цитогенетической структуры популяций может открыть новые подходы при сознательном формировании новых популяций в селекционном процессе.

Возможность надежной идентификации хромосом ржи может послужить и основой для выяснения цитогенетических особенностей, наблюдаемых у тетраплоидов ржи, отклонений в развитии признаков и свойств по сравнению с диплоидными формами. Может быть выявлена скрытая анеуплоидность (типа $4n : 1 - 1$ и т. п.) 28-хромосомных растений, и это может помочь в решении проблемы получения тетраплоидов с более стабильным мейозом и бивалентной конъюгацией. Может быть установлена и относительная роль анеуплоидности по конкретной хромосоме в отношении различных признаков и свойств у анеуплоидных потомков тетраплоидных растений (возможно, по крайней мере 7 разных 27-хромосомных и 7 разных 29-хромосомных типов).

Таким образом, при возможности надежной идентификации хромосом ржи открываются большие перспективы детального изучения цитогенетики тетраплоидов ржи и для разработки оптимальной стратегии селекции плодовых генетически сбалансированных тетраплоидных популяций.

Проблема четкой идентификации хромосом ржи встает и при создании селективно ценных форм тритикале. Хромосомы ржи в составе тритикале оказываются модифицированными за счет утраты теломерных гетерохроматиновых участков, а в некоторых случаях обнаружены замещения отдельных хромосом генома *D* пшеницы хромосомами генома ржи *R*. Понятно, что в этих условиях необходимо точное знание о каждой конкретной хромосоме ржи.

Таковы лишь некоторые перспективы, которые может открыть разработка методов идентификации хромосом ржи.

ГЛАВА IV

ПОТЕНЦИАЛ НАСЛЕДСТВЕННОГО РАЗНООБРАЗИЯ РЖИ

1. МЕТОДЫ ВЫЯВЛЕНИЯ НАСЛЕДСТВЕННОГО РАЗНООБРАЗИЯ У РЖИ

Потенциал наследственной изменчивости вида выявляется прежде всего при исследовании внутрипопуляционной изменчивости по морфологическим, физиологическим, биохимическим, цитологическим признакам. Обзор цитологической изменчивости ржи был дан в главе III. Популяции ржи, как и других видов со строгим перекрестным опылением, обнаруживают физиологический полиморфизм по перекрестной совместности. Подробнее о генетической основе этого полиморфизма будет идти речь в главе VII. Кроме того, в популяциях ржи выявляется изменчивость по различным морфологическим признакам. Наиболее полиморфными оказались популяции сорнополевой ржи. В отобраных сортовых популяциях по признакам, контролируемым рецессивным отбором, изменчивость проявляется в значительной степени, однако и сорта культурной ржи по сравнению с дикими формами сортами самоопыляющихся культур — ячменя, пшеницы.

Выделение из полиморфных популяций ржи различных наследственных вариантов по морфологическим, физиологическим, биохимическим признакам позволяет создать генетическую коллекцию образцов, в которой сосредоточивается внутрипопуляционное наследственное разнообразие и которая служит основой для изучения генетической детерминации различных признаков и свойств.

Еще большее наследственное разнообразие содержится в популяциях в скрытом состоянии и представлено рецессивными аллелями в гетерозиготных растениях. Выявление этого скрытого наследственного разнообразия наиболее действенным образом осуществляется методом инбридинга. Однако у ржи непосредственный анализ гетерозиготности растений в популяциях путем их самоопыления неэффективен из-за свойственной ей высокой степени автостерильности. Именно поэтому и природные, и сортовые популяции ржи разной степени селекционной проработанности генетически исследованы очень мало. Необходимо разработка специальных методов генетического анализа в популяциях ржи. Разработанный нами метод анализа

гетерозиготности в популяциях ржи и первые результаты, полученные при его использовании, будут подробно рассмотрены в главе X.

Непосредственное применение инбридинга к растениям различных популяций ржи позволяет проанализировать по потомству лишь весьма малую долю растений (см. табл. 17). Однако большой объем работ по самоопылению растений различных популяций ржи позволил выделить в инбредных потомствах большое количество различных наследственных вариантов.

Таковы два основных метода, использование которых дало к настоящему времени основные сведения о наследственном разнообразии ржи. Исследованиями были охвачены в основном популяции культурной и сорнополевой ржи и в значительно меньшей степени — популяции дикорастущих видов и подвидов. Упомянутая выше биологическая особенность, присущая различным подвидам *S. cereale* L. (высокая степень автостерильности), обусловила почти полное отсутствие работ по индуцированному мутагенезу у ржи, поскольку не было эффективных методов обнаружения растений, содержащих индуцированные мутации.

Наибольший объем исследований по выявлению полиморфизма в популяциях ржи, а также наследственного разнообразия в инбредных потомствах проведен сотрудниками Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР) — В. И. Антроповым и В. Ф. Антроповой, А. И. Ивановым, В. Д. Кобылянским, И. М. Сурковым и др. Созданная В. И. и В. Ф. Антроповыми монография «Рожь СССР и сопредельных стран» [1929] до сих пор является наиболее капитальным исследованием потенциала наследственного разнообразия ржи. Поэтому изложенный в данной главе материал главным образом основан на описании наследственного разнообразия ржи, приведенном в монографии В. И. и В. Ф. Антроповых. Это описание базируется на изучении около 5 тыс. образцов культурной и сорнополевой ржи, собранных экспедициями ВИР на огромной территории СССР, Западной Европы, Афганистана, Монголии, Ирана и Турции. Обширная коллекция образцов была описана по 73 признакам.

Нам представляется рациональным провести описание наследственного разнообразия ржи, условно разделив признаки растения на структурные (морфологические), физиологические (тип развития, устойчивость к болезням, совместимость при опылении и др.) и биохимические (разнообразие по окраске различных частей растения, обусловленное наличием или отсутствием антоцианов, хлорофилла или иных веществ, а также компонентов, составляющих восковой налет, по спектрам изоферментов, по запасным белкам зерновки и др.). Деление это весьма условно, поскольку несомненно, что в основе изменения морфологических признаков лежат часто еще не известные нам

биохимические изменения, а физиологически различные типы растений часто различаются и по морфологии.

2. НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЖИ ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

Оценивая изменчивость по морфологическим, структурным признакам, следует прежде всего упомянуть об изменениях типа растений, затрагивающих целый комплекс признаков. Таковыми являются карликовые формы. Одна из карликовых форм была обнаружена нами в посеве сорта Вятка Московская (около 80 растений) и получила обозначение *compactum* [Федорова и др., 1967в]. Растения этого типа характеризуются укороченными междоузлиями стебля и члениками колоса, что приводит к уменьшению длины стебля и колоса и к увеличению плотности колоса. Укороченные листовые пластинки располагаются «торчком», колосья имеют сильно укороченные ости или оказываются почти полностью безостыми, а укороченные зерновки по форме больше напоминают пшеничные, чем ржаные. Подобные растения выделили в инбредном потомстве В. П. и В. Ф. Антоновы, обозначив их как «пшеничный тип». Полностью аналогичные растения в том же сорте Вятка Московская были получены Ф. Т. Кондратенко [1967] и названы позднее Московским карликом. В инбредном потомстве из сорта Петкус подобные короткостебельные безостые растения выделили Сибенг и Праккен [Sybenga, Prakken, 1962]. Позднее мы обнаружили карликовые растения этого типа в потомстве одной из линий инбредного (более чем 20 летнего) инбридинга, происходящего от сорта Сильва и привезенной нам Мюнтцингом из Швеции.

Второй тип карликовости у ржи описан С. А. Кунакбаевым [1959, 1970]. Он выделил в сорте Саратовка чинизинская инбредные растения, сильно кустящиеся, с большим количеством узлов стебля и листьев. У некоторых растений наблюдается ветвление стебля из верхних узлов, в результате чего на одном стебле могло образовываться много метких колосов. Структура каждого колоса была такой же, как у растений стандартного типа, однако, как показали наши наблюдения, характерным является увеличенное расстояние между нижними колосками. Растения имеют очень короткие междоузлия, так что несмотря на большее их количество (9–11 и более при 4–5 у растений стандартного типа), длина стебля на 35–40% меньше, чем у растений нормального типа. Кроме того, характерным свойством этих растений являются резко уменьшенные размеры листовых пластинок — они значительно короче и по крайней мере вдвое уже, чем у растений стандартного типа. Эта форма в литературе иногда обозначается как Башкирская карликовая. Сходные растения в инбредных потомствах выделяли А. П. Иванов [1939], Д. М. Щербина [1969], И. М. Сури-

ков и Н. П. Романова [1971]. Подчеркивая способность растений этого типа к ветвлению стебля, И. М. Суриков и Н. П. Романова обозначили этот мутантный тип символом *branched*. Действительно, ветвление у растений этого типа, происходящее обычно, по нашим наблюдениям, из узла под колосом, приводит часто к формированию такого же многоузлового стебля «второго этажа» с листьями и с колосом, а иногда и «третьего этажа». Однако при выращивании в полевых условиях такое ветвление проявляют не все растения данной формы. Вместе с тем формирование большого числа узлов стебля и многочисленных узких листьев при резко уменьшенной длине стебля — это свойство, присущее всем растениям данного типа. Поэтому мы считаем более правильным дать этому типу растений обозначение *multinodosum*. Мы обнаружили растения подобного типа в инбредных потомствах при изучении структуры популяции сорта Вятка.

По данным Н. В. Трусова [цит. по: Попов, Васько, 1979], формы *compactum* и *multinodosum* имеют значительно меньший (на 20–30%) объем корневой системы.

Выщелачивание карликовых растений в индукт-потомствах растений из различных популяций ржи наблюдали многие исследователи [Агеев, 1929; Антроповы, 1929; Прянишникова, 1934; Иванов, 1939; Sybenga, Prakken, 1962], однако эти формы не были ими описаны достаточно детально. Более подробно описаны карликовые мутанты, индуцированные быстрыми нейтронами при облучении семян трех сортов ржи [Nalepa, Grzesik, 1975]. Они имеют на 1–2 междоузлия больше, чем растения исходных сортов, однако из-за укороченности междоузлий длина стебля у них уменьшена на 40–54%. Мутанты имеют более короткие колосы, укороченные темно-зеленые листья, прочную толстую соломинку.

У ржи описаны и короткостебельные формы, характеризующиеся полностью нормальной структурой колоса. В. Д. Кобыляцкий [1970, 1971b, 1973] обнаружил короткостебельную форму ржи (обозначенную им как ЕМ-1 — естественный мутант 1), имеющую укороченные междоузлия — общая длина стебля у этой формы уменьшена примерно на 40% по сравнению с растениями стандартного типа. Однако размеры колоса у короткостебельных растений несколько больше, для них характерна значительно большая ширина листовых пластинок. По нашим наблюдениям, короткостебельные растения этого типа дольше задерживаются в фазе простратной розетки, даже в начале выхода в трубку стебли довольно долго не принимают вертикального положения. Данный тип растения оказался характерным и для одного из образцов коллекции ВИР — местной ржи из Болгарии (номер каталога K-10028).

Еще более короткостебельная форма, названная Дюймовочкой, была выделена из сложной гибридной комбинации Москов-

ской карликовой с сортами Петкус, Петкус короткостебельный, Вятка 2 и Гибрид 173 [Попов, Васько, 1979]. Она обладает короткими плотными колосьями, нормальными по структуре. Мы наблюдали выщепление растений подобного типа в инбредных потомствах при изучении генетической структуры популяции сорнополевой ржи из Закавказья и популяции сорта Вятка.

Варьирование признаков, определяющих морфологию стебля ржи, затрагивает форму узлов, опушение соломины, ее выпуклость и прочность. Согласно исследованиям В. И. и В. Ф. Антроповых, стеблевые узлы у зрелых растений ржи могут быть выпуклые, плоские и вогнутые, при этом авторы отмечают, что иногда нижние узлы стебля бывают четко выпуклыми, а верхние — плоскими. Поверхность соломины под колосом у большинства форм оказывается опушенной, при этом сильно варьируют как длина опушенной части, так и степень проявления опушения — от слабого до весьма сильного, войлочного типа. В. И. и В. Ф. Антроповы выделяют различные типы растений по характеру опушения (мелкие бугорки, короткие щипки, войлок). Кроме того, в популяциях встречаются растения и с полным отсутствием опушения под колосом, они редки в сортовых популяциях культурной ржи и несколько чаще встречаются в популяциях сорно-полевой ржи. По наблюдениям В. И. и В. Ф. Антроповых, опушение в виде мелких бугорков характерно для ржи из Афганистана. Соломина у ржи, как правило, полная. Однако В. И. и В. Ф. Антроповы обнаружили формы с опушенной соломинкой под колосом (у отдельных растений — до 13 см) в образцах ржи с Памира.

В инбредных потомствах растений из разных сортовых популяций неоднократно были выделены растения с исключительно ломкой соломинкой [Davidson et al., 1924; Brewbaker, 1926; Дюмон, 1932; Иванов, 1939; Sybenga, Prakken, 1962, и др.]. Мы также обнаружили растения с ломкими стеблями в инбредных потомствах при изучении популяции сорта Вятка. Дэвидсон с сотрудниками показали, что ломкие растения по сравнению с целыми имели в 2—3 раза более тонкие клеточные стенки, меньший процент сухого вещества и увеличенное содержание пентозанов — одного из основных компонентов клеточной стенки у растений. Дюмон в инбредных потомствах обнаружил растения с изогнутыми нижними междоузлиями (соломина «зигзаг»). Сибенга и Праккен неоднократно выделяли растения, у которых нижнее междоузлие располагалось горизонтально, а остальная часть стебля — вертикально. У некоторых растений ржи наблюдается характерная синусоидная изогнутость соломины под колосом. По нашим наблюдениям, она характерна для большей части растений некоторых инбредных линий ржи. Возможно, что это связано с какими-то нарушениями при выходе колоса из трубки.

Довольно четкие различия наблюдаются по форме куста как

в фазе кушения, так и на более поздних фазах. Простратная, распластанная розетка в фазе кушения, по данным В. И. и В. Ф. Антроповых, характерна для большей части растений в сортах культурной ржи с низовьев Волги и юго-востока европейской части СССР и Сибири, а также для сорно-полевой ржи из Туркмени. После колошения растения характеризуются развальной формой куста. Отсутствие распластанной розетки в фазе кушения связано с промежуточной или прямостоячей формой куста после колошения. По наблюдениям В. И. и В. Ф. Антроповых, промежуточная форма куста характерна для сортов северных, северо-западных и центральных областей европейской части СССР и для сорнополевой ржи Закавказья и Ирана. Полиморфны по форме куста сорта северо-восточных областей, Верхне- и Средневолжского районов. В сорно-полевой ржи Афганистана четко выделяются крайние типы растений — с развальным и прямостоячим кустом.

Изменчивость по морфологии листа связана главным образом с наличием или отсутствием язычка (лигулы) и ушков, а также с типом и интенсивностью опушения листовой пластинки и влагалища.

Безлигульные формы ржи впервые обнаружили Н. И. Вавилов на Памире. В. И. и В. Ф. Антроповы обнаружили безлигульные формы также среди яровых растений в образцах, происходящих из Бадахшанской провинции Афганистана. Безлигульные растения неоднократно выявлены в гибридных потомствах [Антроповы, 1929; Краснюк, 1936а; Иванов, 1939]. Мы также выявили безлигульные растения и растения со слабо развитой лигулой в гибридных потомствах при изучении популяции сорнополевой ржи из Закавказья и сорта Вятка. В. И. и В. Ф. Антроповы отметили, что не всегда отсутствие лигулы однозначно проявляется на всех листьях растения: верхние листья могут иметь слабо развитую лигулу. Отсутствие лигулы приводит к тому, что изменяется расположение листовой пластинки относительно стебля: она не отгибается под углом 90° , а остается прижатой к стеблю, по крайней мере, в своей нижней части. Листовая пластинка безлигульных форм ориентирована под острым углом по отношению к падающему свету. В одном из образцов ржи из Турции В. И. и В. Ф. Антроповы выделили растения с необычным для злаков строением язычка — его структура больше напоминала строение лигулы у осок.

Безлигульные растения не имеют и ушков, однако Н. И. Вавиловым описана форма ржи с лигулой, но без ушков, а В. И. и В. Ф. Антроповы в образцах ржи с Памира и из Афганистана обнаружили растения с ушками пшеничного типа, имеющими реснички, а в образце из Турции нашли растение с крупными ушками, напоминающими ушки у ячменя.

Обычно концы листовых пластинок у ржи свободно свисают, однако мы выделили форму ржи с торчащими листьями. Этот

признак оказался характерным и для нескольких инбредных линий ржи из нашей коллекции. Иногда при этом листовые пластинки оказываются в большей или меньшей степени свернутыми в трубочку.

В некоторых инбредных линиях нашей коллекции мы наблюдали морщинистость (гофрированность) пластинок одного или двух листьев. Возможно, что это изменение в структуре листа связано с нарушениями в процессе выхода колоса из трубки. У одной из инбредных линий ржи мы отметили характерную особенность — в фазе колошения листья преждевременно отмирают и засыхают. После вовлечения этой линии в скрещивание мы вновь выделили из F_2 растения, которым была свойственна такая особенность. Сходные формы в инбредных потомствах выявлял А. П. Иванов [1939].

Согласно наблюдениям В. И. и В. Ф. Антроповых, опушение листовой пластинки может быть выражено в разной степени: бывают растения и с неопушенными листовыми пластинками. В популяциях представлены растения всех типов, но наиболее часты растения, имеющие листья с редкими шипиками и волосками. В одном из образцов ржи с Памира обнаружены растения, листья которых имеют бархатистое опушение. Различное опушение (редкие длинные волоски, частые длинные волоски, частые короткие волоски) или отсутствие опушения свойственно и листовым влагалищам разных растений. Особенно четко опушение проявляется на влагалищах двух нижних листьев.

Меншинность ржи по характеристикам корневой системы почти совершенно не исследована из-за очевидных трудностей изучения этого органа. Определенное качественное изменение системы развития корневой системы отмечено [Sybenka, Pralitski, 1962] у одной формы, внешне differing при инбридинге. Для нее было характерно развитие меньшего числа зародышевых первичных корешков и неспособность к формированию вторичной корневой системы.

Различные наследственные варианты у ржи описаны по структуре колоса, его остистости, ломкости, формы и характеру опушения цветковых и колосковой чешуй. Колосья растений стандартного типа состоят из двухцветковых (реже трехцветковых) колосков. Неоднократно были описаны два основных измененных типа колоса у ржи: *compositum* и *monstrosum*. Первый характеризуется сравнительно небольшим количеством разветвлений на основном небольшом количестве ветвистых «веточка» представляет собой стержень колоса, причем каждая такая веточка уступает с собой маленький колос: содержит несколько уступов с расположенными на них двух- или трехцветковыми колосками. Растения с колосьями такого типа чаще всего имеют и некоторое количество неветвистых колосьев. В потомствах от переопыления растений с такими колосьями выщепляются растения с колосьями нормального типа, с колосьями *compositum* и с колосьями *monstrosum*.

Колосья типа *monstrosum* («ежовки») развиваются на всех стеблях растений, обладающих этим признаком. Эти колосья также являются ветвистыми, поскольку на уступах колосовой оси первого порядка располагаются веточки — оси второго порядка. Веточки имеют сильно сближенные уступы, на каждом из которых располагаются чаще всего не один, а два или более колосков, многие из которых развивают избыточные, дополнительные колосковые или цветковые чешуи. Все соцветие — ветвистый колос — у форм *monstrosum* содержит в несколько раз больше колосков и цветков по сравнению с колосом нормального типа. Большая часть этих многочисленных колосков не развивается в полной мере и бывает представлена мелкими чешуями, лишены сформированных тычинок и пестиков. В колосьях типа *monstrosum* целые зоны оказываются стерильными, содержащими только недоразвитые чешуи. Чаще всего такая зона располагается в нижней части колоса, реже в верхней или средней части. Иногда колос *monstrosum* бывает полностью стерильным, содержащим только недоразвитые чешуи [Федоров, 1960]. Любое растение с колосьями *monstrosum* идентифицируется вполне надежно. Описанный характер проявления ветвистости колоса свойствен форме *monstrosum*, выделенной В. С. Федоровым в гибридном потомстве одного клона из сорта Вятка Московская. Характерной особенностью данной формы является практически полная безостость колосьев, а также необычная, часто крючкообразная форма многих зерновок. Повидимому, аналогичная форма была исследована Сибенгой и Праккенем [Sybenga, Prakken, 1962] и обозначена ими как тип *sanagu* за сходство с соцветием канареечника. Однако согласно описанию авторов, колосья типа *sanagu* (также безостые) отличались наличием трех многоцветковых колосков на каждом уступе стержня колоса, о ветвлении оси колоса не упоминается. В этом отношении изученная ими форма сходна с типом *elymoides* [Stutz, 1962]. Колосья этого типа характеризуются наличием дополнительных колосков (по 2—4) на уступах колосовой оси. Однако указанная форма, по описанию автора, характеризуется нестабильностью в проявлении признака как в пределах одного колоса, так и у разных растений. Ветвистоколосые формы ржи описаны неоднократно, однако в большинстве случаев это были растения с колосьями типа *compositum*. Ветвистоколосые формы типа *monstrosum* выделили и исследовали С. И. Жегалов [1930], Н. В. Цицин [1954], Й. Нечас [1961]. Большой интерес представляют для дальнейших исследований описанные И. М. Суриковым и Н. П. Романовой [1971] гибридные потомства, выщепляющие бесколосые растения. Развитие вегетативных органов у этих растений не нарушено, но колоса они не имеют.

Большая часть дикорастущих подвидов *Secale cereale* и форм сорнополевой ржи характеризуется какой-либо степенью

ломкости колоса. Наибольшая ломкость (до основания колоса) свойственна сорнополевой ржи из Афганистана. В. И. и В. Ф. Антроповы отмечают, что полностью ломкоколосые формы отсутствуют в сорнополевой ржи Ирана, Турции, Закавказья. Для популяций из этих районов характерно наличие форм с ломкостью в верхней трети или двух третях колоса. В сортах культурной ржи ломкоколосых форм нет, поскольку этот признак жестко контролировался при бессознательном искусственном отборе и при планомерной селекции. Однако В. И. и В. Ф. Антроповы отмечают, что на проявление ломкости колоса заметно влияют условия среды, и некоторые сорта из европейской части СССР при посеве в 20-х годах на Туркестанской опытной станции выявили ломкость в верхней части колосов. Ломкоколосые формы эти авторы обнаруживали в инбредных потомствах от растений с неломкими колосьями.

Стержень колоса у ржи обычно опушен. В. И. и В. Ф. Антроповы отмечают, что в сорнополевой ржи встречаются формы как с сильно развитым, так и со слабым опушением стержня колоса, а сортам культурной ржи свойственна обычно промежуточная степень развития опушения.

Характерным признаком колосов ржи обычно является остиность. У всех подвидов *S. cereale* ости развиваются только на наружных цветковых чешуях. Среди остистых форм В. И. и В. Ф. Антроповы выделяют особенно длинноостые (длины остей 3 см или более), это главным образом сорнополевая рожь из Средней Азии и Памира. Формы с остями длиной менее 1 см (безостые) они выделяли в образцах сорнополевой ржи из Афганистана. Мы наблюдали в одном из инбредных потомств, полученных при изучении популяции сорнополевой ржи из Закавказья, выщепление растений с почти полностью безостыми колосьями. Растения эти оказались стерильными.

В. И. и В. Ф. Антроповы, а также А. П. Иванов [1960] описали разнообразие по расположению остей зрелого колоса ржи относительно его оси. У одних растений ости в основном прижатые, у других — растопыренные, некоторые характеризуются промежуточным расположением остей.

Описывая разнообразие по степени ломкости остей, В. И. и В. Ф. Антроповы отмечали для сорнополевой ржи из Афганистана и Средней Азии наличие грубых ломких остей. Различные сорта культурной ржи имеют колосья с упругими тонкими неломкими остями. Сорнополевая рожь Ирана и Турции по этому признаку стоит ближе к афганским формам, а рожь Закавказья — ближе к культурной ржи. У некоторых форм культурной ржи наблюдалась способность к обламыванию остей зрелого колоса вместе с верхней частью наружных цветковых чешуй.

Большинство исследованных В. И. и В. Ф. Антроповыми форм ржи имеют колосковые чешуи ланцетной формы, но в сор

нополевой ржи встречаются растения с колосковыми чешуями ромбической формы. В образцах сорнополевой ржи из Турции и с Памира обнаружены растения, у которых колосковые чешуи имеют необычно длинный остевидный придаток (до 6,5 мм). Растения в сортах культурной ржи имеют колосковые чешуи с коротким (до 3 мм) остевидным придатком. У сорнополевой ржи колосковые чешуи в среднем длиннее, чем у культурной ржи. Колосковые чешуи обычно опушены, и по килю их имеются зубчики. В инбредных потомствах появлялись формы, у которых колосковые чешуи не имели зубчиков по килю.

Наружная цветковая чешуя у ржи имеет форму лодочки, и по килю этой лодочки располагаются реснички, далее на ости — зубчики. По наблюдениям В. И. и В. Ф. Антроповых, культурная рожь обычно имеет частые реснички (по 9—10 на 2 мм), а сорнополевая рожь из Афганистана и Средней Азии — значительно более редкие (по 4—5 на 2 мм). В образцах культурной ржи из северных областей европейской части СССР ими выделены отдельные растения с гладким килем наружных цветковых чешуй — без ресничек. Эти формы они обнаружили и в нескольких инбредных потомствах. В потомстве от самоопыления такая форма была найдена И. М. Суриковым [1957а, 1971а]. У форм без ресничек В. И. и В. Ф. Антроповы отмечали и меньшую зазубренность остей.

Поверхность наружной цветковой чешуи у культурной ржи гладкая. В популяциях сорнополевой ржи по этому признаку наблюдается полиморфизм. В. И. и В. Ф. Антроповы описали формы, имевшие колосья с опушением разного типа. Опушение чешуй в виде щинков характерно для растений в популяциях сорнополевой ржи. Больше всего растений с сильным опушением наружных цветковых чешуй в образцах из Турции и Закавказья.

В. И. и В. Ф. Антроповы обнаружили разнообразие и по наличию ресничек на киле внутренней цветковой чешуи. Ис сортов северных и северо-западных областей европейской части СССР они выделяли формы без ресничек.

В отношении морфологии зерновок В. И. и В. Ф. Антроповы, а также А. П. Иванов [1960] различают растения, характеризующиеся зерновками определенного размера и формы: узкие длинные, узкие короткие, широкие длинные и широкие короткие. По данным А. П. Иванова, в образцах сорнополевой ржи из Закавказья (Нагорно-Карабахская АО) отношение длины зерновок к ширине варьировало от 2,14 до 5,50.

Варьирует также и характер заключения зерновок в цветковых чешуях. В. И. и В. Ф. Антроповы отмечают, что в сорнополевой ржи Средней Азии, Афганистана и Ирана 60—80% растений относятся к закрытозерным, в сорнополевой ржи Закавказья большая часть растений — полуоткрытозерные, тогда как сорта культурной ржи — открытозерные. Закрытозерные

растения с небольшой частотой встречаются лишь в сортах из Восточной Сибири.

До сих пор речь шла в основном о качественных изменениях структуры растения ржи или отдельных его органов и частей. Сотрудники ВИР, исследовавшие обширную мировую коллекцию образцов ржи, дали оценку и размаху варьирования количественных признаков, характеризующих строение растений. Такие сведения представляют исключительный интерес для селекционеров.

Урожайность основной продукции ржи — зерна — определяется несколькими структурными составляющими — количеством продуктивных стеблей на единицу площади, количеством зерен в колосе и крупностью зерен. Один из важных признаков, определяющих густоту стеблестоя, — это продуктивная кустистость. Количество зерен в колосе определяется числом цветков в колосе и процентом завязываемости (озерненности). Все перечисленные признаки у исследованных образцов варьируют в широких пределах в зависимости от уровня агротехники, погодных условий, степени повреждения растений болезнями и вредителями. Вместе с тем выращивание в течение нескольких лет образцов мировой коллекции в Пушкине под Ленинградом позволило дать их сравнительную характеристику и по признакам, подверженным сильной модификации под влиянием условий среды. Расчет средних величин и пределы изменения средних величин каждого признака в разные годы характеризуют формы реакции генотипических систем разных образцов. То же следует сказать и о количественной характеристике ряда признаков стебля (длина, толщина и др.) и корневой системы имеющих весьма важное значение для селекции неполегающих высокоурожайных сортов ржи.

Оценивая способность различных форм ржи к кущению, В. И. и В. Ф. Антроповы отмечают большую кустистость озимых форм (до 30 стеблей на растение, а иногда и более) по сравнению с яровыми (до 7 стеблей). Они выделяют как менее кустистые сорта из юго-восточных областей европейской части СССР (5,6–6,4 стебля на растение) по сравнению с сортами северных и центральных областей и Украины (6,7–8,3 стебля). В. Д. Кобылянский с соавторами [1974, 1975б, 1978], изучив около 500 селекционных и местных сортов, выделили формы с продуктивной кустистостью (5,5–7,2 стебля) из ряда областей СССР, Европы, США и Канады. Сорнополевую рожь Турции и Закавказья В. И. и В. Ф. Антроповы характеризуют как сходную с культурной рожью в отношении разнообразия по кустистости. Большое разнообразие свойственно сорнополевой ржи Средней Азии, Ирана и Афганистана. Среди форм, изученных ими в инбредных потомствах, разнообразие по кустистости было еще более значительным — от растений, образовавших более 70 стеблей, до таких, которые вообще не кустились. В одно-

из инбредных потомств сорнополевой ржи из Закавказья мы также обнаружили одностебельные, совершенно не кустящиеся растения, хотя и довольно мощно развитые.

Длина стеблей у разных форм ржи также варьирует весьма значительно — по данным В. И. и В. Ф. Антроповых, от 57 см до 2 м и более, при этом они отмечают как более короткостебельные сорта Сибири и Средней Азии, а также сорта Украины и юго-востока европейской части СССР (124—141 см). Сорта северных, северо-восточных и центральных областей европейской части СССР были более длинностебельными (149—161 см). Изучение 500 сортов озимой ржи [Антропова и др., 1970; Кобылянский и др. 1974, 1975б, 1978] показало, что среди сортов Сибири, Дальнего Востока, Урала и Приуралья, а также из Финляндии много высокостебельных (166—181 см). Высокостебельностью (166—194 см) характеризуются и отдельные сорта из Польши, Австрии, Чехословакии. Короткостебельность (105—145 см) свойственна отдельным сортам озимой ржи севера европейской части СССР, Урала, Западной Сибири, а также ряду европейских сортов. Сорта яровой ржи [Антропова и др., 1970; Кобылянский и др., 1978] оказались более короткостебельными. Из 500 с лишним образцов сорнополевой ржи [Кобылянский и др., 1979а] от 5 до 15% образцов озимой ржи из Закавказья и Северного Кавказа имеют длину стебля более 170 см, а среди образцов яровой ржи из Закавказья и Таджикистана 35—45% образцов сравнительно-высокостебельные (длина стебля более 160 см). Короткостебельность, как указывали В. И. и В. Ф. Антроповы, характерна для форм сорнополевой ржи из Средней Азии, Афганистана и Турции.

Прочность соломины ржи, по-видимому, в значительной степени зависит от ее толщины. По оценкам В. И. и В. Ф. Антроповых, у разных образцов толщина первого нижнего междоузлия варьирует от 1,5 до 6 мм. Наиболее толстостебельными были сорта северных, северо-восточных и центральных областей европейской части СССР (3,8—3,9 мм), меньшей толщиной характеризовались сорта юго-востока, Поволжья и Восточной Сибири (3,4—3,5 мм). Дополнительное изучение отечественных и зарубежных сортов озимой ржи по толщине второго снизу междоузлия (Кобылянский и др., 1974, 1975) показало, что наиболее толстостебельными (3,8—4,3 мм) являются многие западно-европейские сорта, а тонкостебельными (2,6—3,3 мм) — сорта из Сибири, Урала, а также некоторые из западноевропейских сортов и сортов США и Канады. Сорта яровой ржи [Кобылянский и др., 1978] имели тонкую соломинку (2,3—3,0 мм). Среди 500 исследованных форм сорнополевой ржи [Кобылянский и др., 1979а] толстостебельными (3,8—4,5 мм) оказались более 30% образцов озимой ржи из Закавказья и Северного Кавказа и 15% образцов из Средней Азии, Афганистана и Турции.

Используя полученные В. Д. Кобылянским с соавторами [1974] характеристики по 138 сортам ржи из Западной Европы и Северной Америки, мы провели расчет ранговых коэффициентов корреляции Спирмена [см. Терентьев, Ростова, 1977] между показателем устойчивости к полеганию (по 5-бальной шкале) и показателями длины и толщины соломины. В данном наборе сортов устойчивость к полеганию была связана в основном с длиной стебля ($\rho_s = -0,69$) и в значительно меньшей степени — с его толщиной ($\rho_s = 0,26$). Оба коэффициента корреляции статистически достоверны. В лаборатории генетики растений кафедры генетики ЛГУ был проведен детальный анализ матрицы корреляций между показателем устойчивости к полеганию и 11 морфологическими признаками и 9 индексами, характеризовавшими 22 исследованных сорта диплоидной и тетраплоидной ржи [Гладышева, и др., 1976, 1977]. С помощью факторного анализа оказалось возможным выявить неоднозначность связи между устойчивостью к полеганию и толщиной соломины (второго снизу междоузлия): по первому фактору связь оценивалась величиной $+0,39$, а по третьему — величиной $-0,11$. Такой же неоднозначной оказалась и связь между устойчивостью к полеганию и толщиной двух нижних узлов соломины. Проведенный анализ показал, что у изученного набора сортов выявлялась значительная корреляция ($+0,42$) между устойчивостью к полеганию и воздушно-сухим весом корневой системы растения. Таким образом, выявляется существенная роль длины и толщины стебля наряду с мощностью развития корневой системы в обеспечении устойчивости растений к полеганию.

Размеры колоса и крупность зерна — основные компоненты продуктивности растений. Длинноколосыми (10,5—13,6 см) были сорта севера европейской части СССР, Сибири, Дальнего Востока, Урала, местные сорта Финляндии, а также ряд сортов Восточной Европы [Антроповы, 1929; Антропова и др., 1970; Кобылянский и др., 1974, 1975б, 1978]. Короткоколосыми (6,8—7,9 см) оказались сорта озимой ржи Западной Европы, а также изученные сорта яровой ржи. Среди 500 изученных образцов сорнополевой ржи [Кобылянский и др., 1979а] только 5—15 образцов из Закавказья и Северного Кавказа имели колос длиной более 11 см. У 10% образцов колосья были короткими (менее 7,9 см).

Значительно варьирует плотность колоса у ржи. По данным В. И. и В. Ф. Антроповых, наиболее рыхлоколосыми (3,12—3,15 колоска на 1 см длины) были сорта северных и северозападных областей европейской части СССР, а наиболее плотноколосой была сорнополевая рожь из Афганистана (3,50 колоска). При дальнейшем исследовании [Антропова и др., 1970; Кобылянский и др., 1974, 1975б, 1978] наиболее рыхлоколосые формы (с плотностью колоса 2,29—3,25) были выделены сре-

сортов озимой ржи Сибири, Дальнего Востока, Урала, Финляндии. Рыхлоколосыми оказались отдельные сорта озимой ржи из Западной Европы, США и Канады, а также исследованные сорта яровой ржи. Наибольшая плотность колоса (3,5—4,55) была характерна для ряда сортов Западной Европы.

По озерненности колосьев выделялись многие сорта озимой ржи из северных областей европейской части СССР, из Сибири, с Урала, завязывавшие от 50 до 64 зерен в колосе [Антропова и др., 1970; Кобылянский и др., 1975б], а также ряд западноевропейских сортов [Кобылянский и др., 1974]. Малое количество зерен в колосе (34—45) было свойственно лишь единичным отечественным местным сортам озимой ржи, ряду сортов из Западной Европы, США и Канады, а также многим образцам яровой ржи [Кобылянский и др., 1978]. Среди изученных 500 образцов сорнополевой ржи более чем по 50 зерен в колосе завязывалось у 40—60% образцов озимой ржи из Закавказья и Северного Кавказа, тогда как 40—70% образцов озимой ржи из Средней Азии, Афганистана и Турции завязывают менее 40 зерен в колосе [Кобылянский и др., 1979а].

В отношении крупности зерна (оцениваемой по массе 1000 зерен) В. И. и В. Ф. Антроповы сообщают, что для исследованных ими образцов размах варьирования составлял от 8 до 37 г. Мелкозерными (15,7—23 г) были большинство сортов озимой ржи из Сибири, Урала и Приуралья [Кобылянский и др., 1975б], сорта Финляндии [Кобылянский и др., 1978], а также отдельные сорта из Польши, Болгарии, Канады. Крупнозерными (34—43,3 г) оказались западноевропейские сорта озимой ржи [Кобылянский и др., 1974; Конарев и др., 1977]. Среди более чем 50 сортов озимой ржи, бывших в районировании в нашей стране, мелкозерными (18,0—24,7 г) были сибирские сорта, а крупнозерными (34,6—43,6) — сорта Прибалтики, Украины, Белоруссии, некоторые сорта из центральных районов европейской части СССР [Иванов, 1961; Конарев и др., 1977]. Сорта яровой ржи были в основном мелкозерными [Антропова и др., 1970; Кобылянский и др., 1978].

Еще В. И. и В. Ф. Антроповы [1929] отмечали наличие крупнозерных форм в некоторых образцах сорнополевой ржи. А. П. Иванов [1960] среди образцов сорнополевой ржи из Нагорно-Карабахской автономной области выделил как мелкозерные (16—18 г), так и очень крупнозерные формы (более 50 г). При исследовании 500 образцов сорнополевой ржи [Кобылянский и др., 1979а] выявлено от 3 до 10% образцов озимой ржи из Закавказья и Северного Кавказа с массой 1000 зерен более 35 г, 25% образцов яровой ржи из Армении с массой 1000 зерен 30 г и более. Мелкозерных форм озимой сорнополевой ржи много среди образцов из Средней Азии и Афганистана, Грузии.

3. НАСЛЕДСТВЕННОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РЖИ ПО ФИЗИОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

Переходя к обсуждению изменчивости по физиологическим признакам, следует прежде всего остановиться на различных типах развития. Многолетний тип развития, проявляющийся в способности растений к возобновлению роста, отрастанию побегов в течение нескольких лет свойствен всем подвидам *S. montanum* (ssp. *montanum*, *kuprijanovii*, *anatolicum*, *africanum*) и связан с наличием у них короткого корневища [Иванов 1961]. Культурная рожь — это растение однолетнего цикла.

У ржи, как и у многих других видов злаковых, имеются яровые и озимые формы. В. И. и В. Ф. Антроповы отмечают различное содержание яровых и озимых форм в образцах сорнополевой ржи из Афганистана, Ирана, Турции и Закавказья. Они описали формы с очень поздним колошением при весеннем посеве (когда типичные яровые формы уже наливают зерно). Мы неоднократно наблюдали при весеннем посеве типичные озимых форм выколашивание части растений к началу сентября. Таким образом, и в проявлении признака «яровой или озимый тип развития» в ряде случаев явно наблюдаются различные количественные уровни.

Последнее обстоятельство сближает изменчивость по типу развития и скорости развития (скороспелости). В. И. и В. Ф. Антроповы отмечают, что среди озимых форм несколько большая скороспелость свойственна южным формам. У яровой ржи наиболее скороспелыми (период от всходов до созревания 83–90 дней) были сорта из Восточной Сибири, Сахалина, Урала и Югославии, ГДР, Чехословакии [Антропова и др., 1970] а также 25% образцов яровой сорнополевой ржи из Грузии, 15% образцов из Таджикистана [Кобылянский и др., 1979a]. Сравнительно позднеспелыми среди форм яровой ржи (102–110 дней) оказались единичные образцы из Ленинградской области, Украины и Бурятской АССР. Мы наблюдали в одном из гибридных потомств озимой ржи выщепление растений, у которых выколашивание началось лишь в конце июля, а в августе из цветков появились пыльники. Колосья у этих растений были очень длинные и рыхлые.

Важными физиологическими характеристиками растений ржи являются их реакции на поражение патогенными грибами — бурой и стеблевой ржавчиной, мучнистой росой, снежно-плесенью и др. Среди исследованных форм мировой коллекции сравнительно слабо поражались бурой ржавчиной ряд сортов из Омской и Свердловской областей и Западной Европы [Кобылянский и др., 1974, 1975b]. Некоторые сорта оказались восприимчивыми к поражению — Вятка 2, Долинская, Литовская

* По классификации В. Д. Кобылянского (1975).

Омка, Саратовская 1, Манычская [Кобылянский, 1975, 1977б]. Особую выносливость проявил сорт Камалинская 4 из Красноярского края, у которого при значительном поражении растений (на 3—4 балла) не снижалась озерненность и лишь немного уменьшалась масса 1000 зерен. Из 500 образцов сорнополевой ржи [Кобылянский и др., 1979а] слабым поражением бурой ржавчиной отличались 10—15% образцов озимой ржи и 18—27% образцов яровой ржи из Закавказья и Северного Кавказа, 35—60% образцов озимой ржи из Средней Азии, Афганистана и Турции. Слабо поражаются бурой ржавчиной формы ржи Куприянова из Закавказья и Северного Кавказа. На основе этих форм В. Д. Кобылянский [1975, 1977б] получены популяции многолетней ржи (Иммунная 1, Иммунная 3), устойчивые к отдельным видам ржавчины. Слабое поражение стеблевой ржавчиной характерно для значительной части местных и селекционных сортов озимой ржи из Восточной Сибири, а также для ряда сортов Болгарии и Югославии [Кобылянский и др., 1975б].

Значительные потери урожая зерна может вызвать поражение растений ржи мучнистой росой (*Erysiphe graminis*). У короткостебельных форм при сильном поражении растений мучнистой росой (балл 4) масса зерна с растения уменьшается на 31—44% из-за снижения озерненности колосов и массы 1000 зерен [Кобылянский, Солодухина, 1980]. Слабо поражаемые мучнистой росой образцы были выделены среди сортов озимой ржи из Сибири, Дальнего Востока и Урала, из Финляндии, ГДР, Польши, ФРГ, Болгарии, а также среди сортов яровой ржи [Кобылянский и др., 1974, 1975б, 1978]. Среди 500 изученных образцов сорнополевой ржи слабо поражались мучнистой росой от 20 до 50% образцов из Закавказья и Северного Кавказа и 15—20% образцов из Средней Азии, Афганистана и Турции [Кобылянский и др., 1979а]. Полностью устойчивые к мучнистой росе формы выделены в образцах ржи Куприянова из Азербайджана и Краснодарского края. Посредством скрещивания эта наследственная устойчивость к мучнистой росе передана короткостебельным формам культурной ржи [Кобылянский, 1975, 1977а; Кобылянский, Солодухина, 1980].

Наибольший вред посевам ржи наносит фузариоз, вызываемый комплексом различных видов гриба *Fusarium*. Неоднородность по восприимчивости к стеблевому фузариозу отмечена в популяциях многих сортов.

Снежная плесень, вызываемая в основном грибом *Fusarium nivale* — это один из основных факторов, обуславливающих выпревание посевов озимой ржи. Слабое поражение снежной плесенью (5—10%) отмечено для двух местных сортов из Восточной Сибири, для ряда сортов из Финляндии, США и Канады, ГДР, ФРГ, Австрии [Кобылянский и др., 1974, 1975б; Кобылянский, 1975, 1977б]. Кроме того, некоторые сорта охарактеризо-

ваны как выносливые, поскольку после сильного поражения снежной плесенью способны хорошо отрастать весной (Вятка 2, Фалёнская, Лисицына, Камалинская 13, ряд сортов Западной Европы, Канады). Среди более чем 400 изученных форм озимой сорнополевой ржи слабо поражались снежной плесенью от 10 до 25% образцов из Закавказья и Северного Кавказа [Кобылянский и др., 1979а].

Устойчивость к выпреванию, и в том числе к поражению снежной плесенью, — это один из компонентов, от которых зависит более общий показатель — зимостойкость озимой ржи, оцениваемая по проценту сохранившихся за зиму растений. Наибольшая зимостойкость (до 90—99%) характерна для российских и дальневосточных сортов, а также для некоторых сортов из Западной Европы и Канады [Кобылянский и др., 1974, 1975б, 1978]. Вместе с тем значительная часть сортов Сибири, Дальнего Востока, Урала и большая часть сортов Западной Европы и Северной Америки характеризовались низкой зимостойкостью (40—74%) из-за сильного поражения снежной плесенью. Среди форм сорнополевой ржи из Закавказья и Северного Кавказа от 40 до 60% образцов имели зимостойкость выше 80%, а 10—30% образцов — зимостойкость ниже 60%. Среди форм из Средней Азии, Афганистана и Турции лишь единичные образцы имели высокую зимостойкость, а 30—50% образцов перезимовали менее чем на 60% [Кобылянский и др., 1979а].

Зимостойкость — комплексный показатель, кроме устойчивости к выпреванию, определяется и морозостойкостью. Этот биологический показатель исследовался в опытах по промораживанию. По проценту растений, оставшихся живыми после промораживания, исследованные сорта были разбиты на четыре группы: I (43—91%), II (35—77%), III (25—43%), IV (1—34%).

Больше всего сортов I и II группы по морозостойкости было среди образцов ржи из Сибири (52,5%); сортов с морозостойкостью на уровне IV группы или ниже было всего 5%. В севернорусской экологической группе сортов I и II групп было меньше (20%), так же мало (4%) и слабоморозостойких сортов. В западноевропейской экологической группе (включая сорта Северной Америки) сортов I и II групп было 30%, а слабоморозостойких сортов — 37% [Виноградова, Кобылянский, 1980]. Наиболее морозостойкими оказались ряд местных сортов Приуралья и Приморского края, сорта Тевризская и Новодвинская, Камалинская 327, Ситниковская, Вагайка [Кобылянский, 1975, 1977б]. Среди районированных в нашей стране сортов наиболее морозостойки Гибрид 173, Славянка, Немчиновская 50, Вятка, Чулпан, Восход 2, Вамбо, Чишминская 2.

У ржи неоднократно описаны формы с мужской стерильностью [Дмитриева, Здрилько, 1967; Кобылянский, 1969; Geig

Schnell, 1970; Lapinski, 1975; Ключко, Белоусов, 1972; Здрилько, Адамчук, 1975, и др.]. В наших исследованиях показано, что около половины растений в изученной популяции сорнополевой ржи и в популяции сорта Вятка гетерозиготны по факторам, определяющим мужскую стерильность [Смирнов, Соснина, 1981a]. В ряде случаев эти факторы обуславливают и мужскую, и женскую стерильность.

О появлении в инбредных потомствах растений, не завязывающих семян при перекрестном опылении (женская стерильность), сообщают и В. И. и В. Ф. Антроповы. Формы с мужской стерильностью при инбридинге выделяли и другие исследователи [Brewbaker, 1926; Putt, 1954].

В недавно проведенных исследованиях [Орлова, Солдатова, 1975; Солдатова, Орлова, 1979] у ржи выявлена межсортовая и межлинейная наследственная изменчивость по таким признакам, как темпы снижения жизнеспособности (всхожесть) и нарастания мутационного процесса (хромосомные aberrации) при хранении семян.

4 НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЖИ ПО БИОХИМИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

Переходя к рассмотрению изменчивости ржи по биохимическим признакам, следует в первую очередь рассмотреть варианты окраски различных органов и частей растения, обусловленных варьированием каких-либо химических компонентов.

Один из таких важнейших компонентов клеток растения — зеленые пигменты и пигменты светозащитного комплекса. Нам неизвестны какие-либо работы, выполненные на ржи, в которых бы изучалась наследственная изменчивость по этим группам пигментов. Можно лишь предполагать, что неоднократно описанные у ржи летальные и нелетальные наследственные хлорофильные аномалии могли бы послужить хорошим материалом для подобных исследований. В. И. и В. Ф. Антроповы отмечают, что в популяциях культурной и сорнополевой ржи хлорофильные аномалии выпещаются редко, они чаще встречаются в селекционных сортах. Конкретные данные о встречаемости белых альбиносов, желто-зеленых и желтоватых проростков, проростков с полосатыми листьями в различных сортовых популяциях ржи приводятся в ряде работ [Brewbaker, 1926; Kostoff, 1939; Суриков, 1959]. Вместе с тем, гетерозиготность по факторам, определяющим различные хлорофильные аномалии, характерна для растений в популяциях ржи и часто выявляется в инбредных потомствах [Davidson e. a., 1924; Brewbaker, 1926; Агеев, 1929; Антроповы, 1929; Dumon, 1933; Иванов, 1939; Суриков, 1957, 1959, 1971a; Sybenga, Prakken, 1962].

Наряду с летальными хлорофильными аномалиями, которые

могут сохраняться только в гетерозиготном состоянии, у растений описаны и частичные хлорофильные аномалии — наличие поперечных или продольных полос на листовой пластинке, живые способные формы с желтозеленой окраской листа, с белыми основанием листовой пластинки и др. Растения типа ханты могут развиваться в условиях теплицы, выколашиваться и давать семена [Müntzing, 1963, 1968]. Большой спектр различных изменений в окраске листьев (от белых и желтых до желто-зеленых, светло-зеленых и различных полосатых и частично аномальных) мы наблюдали у проростков, выщеплявшихся в инбредных потомствах от нескольких десятков растений из популяции сорнополевой ржи и сорта Вятка [Смирнов, Соснихина, 1981a]. Ранее сходные результаты при изучении инбредных потомств от растений сорта Вятка получили И. М. Суриков [1957, 1959, 1971]. В некоторых линиях мы в течение нескольких поколений наблюдали выщепление растений типа *striata* с продольными белыми полосами на листьях, в других инбредных потомствах растения с частично бесхлорофильными листьями имели и полностью или частично бесхлорофильные чешуи колоса. Возможно, что выщепление сходных форм наблюдается чаще [Sirks, 1929, цит. по: Matsuura, 1933]. Некоторые из выявленных нами хлорофильных аномалий имели довольно хорошую жизнеспособность. Они хорошо тестируются начиная с стадии проростков как светло-зеленые или желто-зеленые. Сохраняют эти особенности окраски листьев и на стадии взрослых растений в период колошения.

Другой наследственный вариант частичной утраты зеленой окраски — это светлые, почти белые узлы. Выщепление такой формы при инбридинге зарегистрировал А. П. Иванов [1939]. Мы наблюдали выщепление таких растений в F_2 одного из гибридов.

Наследственное варьирование, затрагивающее наличие антоциановых и родственных пигментов, может проявляться как изменение окраски тканей, составляющих самые различные органы и части органов. Описаны наследственные варианты, проявляющие антоциановую окраску ни в каком из органов и частей растения. В coleoptile проростка, узлах стебля, чешуях колоса, осях, стенках пыльников, ушках листа, лигуле, аллейроповом слое эндосперма зерновки и перикарпе зерновки — во всех этих частях и органах растения и плоды свойственные ржи красно-фиолетовые антоциановые пигменты не выявляются. Уже Н. И. Вавилов выделял безантоциановую форму ржи дающую зеленые проростки. В. И. и В. Ф. Антроповы сообщают о нахождении отдельных безантоциановых растений в образцах из Средней Азии, Афганистана и Ирана. Подобные растения выщеплялись и при инбридинге [Антроповы, 1929; Агеев, 1929; Dumon, 1932; Иванов, 1939; Суриков, 1957, 1979; Sybenga, Prakken, 1962; Смирнов, Соснихина, 1981a]. В ГДР и ФРГ

создано несколько сортов ржи, растения которых полностью безантоциановые.

Давно отмечено, что зеленые проростки у ржи вырастают из светлых (белых) зерновок [Dunon, 1932]. Антоциановые пигменты либо отсутствуют в алейроновом слое эндосперма таких зерновок, либо количество их резко уменьшено. Вместе с тем были обнаружены и другие формы, также имеющие светлые зерновки, но дающие фиолетовые всходы и растения с антоциановой окраской. Светлые зерновки таких форм лучше называть желтыми. Наконец, чаще всего растения, имеющие обычно антоциан в coleoptile проростка, в узлах стебля, чешуях и остях зеленого колоса, формируют серовато-зеленые зерновки, цвет которых определяется наличием голубого антоцианового пигмента (дельфинидин-3-рутинозид) в алейроновом слое эндосперма [Dedio e. a., 1969].

Кроме того, антоциановые пигменты могут у ржи присутствовать и в перикарпе зерновки тогда окраска зерновки фиолетовая. Специальное исследование [Dedio e. a., 1972] показало, что в перикарпе фиолетовых зерновок ржи имеются 3-глюкозиды цианидина и неопидина и их ацилированные производные. Интересно отметить, что эти же пигменты найдены и у фиолетовозерной пшеницы. Те же авторы из coleoptiles нормальных, имеющих антоциан растений, выделили цианидин-3-рутинозид, а из первых листьев проростка — цианидин-3-глюкозид [Dedio e. a., 1969].

Растения, имеющие антоциановую окраску в узлах стебля и чешуях колоса, могут не иметь ее в стенках пыльников, и у большинства форм антоциановая окраска отсутствует в области ушек листовой пластинки. Формы с антоциановой окраской ушек листа встречаются в популяциях сорнополевой ржи и в некоторых сортовых популяциях.

Кроме того, в гибридных потомствах неоднократно выделяли формы с розовой соломиной, в которой развивается антоциановая окраска при созревании [Иванов, 1939; Суриков, 1971a]. Мы обнаружили форму, у которой соломина и ось колоса в момент колошения приобретают яркий рыжевато-красный цвет.

В. И. и В. Ф. Антроповы [1929], А. П. Иванов [1960, 1961] отмечают наличие у ржи большого разнообразия по окраске спелого колоса. Она может быть соломенно-желтой, красноватой, буро-коричневой, серо-дымчатой и черной. Эти типы окраски колоса присутствуют в различных популяциях сорнополевой ржи. В сортах культурной ржи такого полиморфизма по окраске спелого колоса не наблюдается.

Для растений ржи характерно наличие воскового налета на листьях, стебле и колосе. Сравнительное исследование химических компонентов воскового налета ржи, твердой пшеницы и тритикале показало сходство между всеми тремя злаками [Tull-och, Hoffman, 1974]. Сходна и изменчивость пшеницы и ржи

по этому признаку — наблюдаются формы без воскового налета только на колосе и формы, не имеющие воскового налета на стебле, колосе и нижней стороне листьев. В. И. и В. Ф. Антроповы отмечают, что оба эти типа наследственных вариантов встречаются в популяциях сорнополевой ржи из Средней Азии и Афганистана, при этом в образцах из Афганистана преобладают растения полностью без воскового налета. В сорнополевой ржи Турции и Ирана есть растения с восковым налетом, без воскового налета и со слабо развитым налетом. В культурной ржи обычно встречаются только растения с сильным и слабым восковым налетом. Однако в инбредных потомствах от растений из сортов культурной ржи неоднократно выявляли формы без воскового налета [Антроповы, 1929; Агеев, 1929; Краснов, 1936а; Иванов, 1939; Суриков, 1957; Sybenga, Prakken, 1961; Федоров, 1964; Смирнов, Соснихина, 1981а].

В последнее десятилетие все более интенсивными становятся работы по выявлению в популяциях ржи полиморфизма качественного состава различных ферментных систем. Выявлена большая внутрипопуляционная и межлинейная изменчивость по электрофоретическим спектрам эстераз [Johnsson, 1969; Puchalski, Molski, 1975; Кудрякова, 1982а]. Полиморфизм по эстеразам обнаружен и в популяциях ржи Куприянов [Jaaska, 1972]. Высокий внутрипопуляционный полиморфизм был выявлен и по спектрам кислых фосфатаз и аспартатаминотрансфераз [Jaaska, 1972; Яаска, 1975]. При использовании электрофореза в агарозном геле показано наличие большой межлинейной и внутрипопуляционной изменчивости по спектрам амилаз в прорастающих зерновках ржи [Johnsson, 1969], при этом изменчивость по активности амилаз была различной в формах, обладающих разной устойчивостью к прорастанию зерна на корню. Изучение мировой коллекции ржи по амилазной активности показало, что кроме более устойчивых к прорастанию зерна на корню сортов Otello, Bjorn 101, Jo 090 подобными и даже более высокими показателями отличаются ряд сортов из Казахстана, Якутской АССР, Алтайского края [Кобылянский и др., 1974, 1975б, 1979б; Кобылянский, 1975].

Важными показателями качества зерна ржи являются содержание в нем белка и содержание в белке незаменимых аминокислот, особенно лизина. Формы с повышенным содержанием белка в зерне (14,1—18,4%) можно выделить среди сортов озимой ржи из Сибири, Дальнего Востока, Урала и Приуралья Западной Европы, США и Канады [Кобылянский и др., 1974, 1975б, 1978]. Довольно высокое содержание белка в зерне (13,4—14,7%) характеризует и некоторые бывшие в районировании отечественные сорта озимой ржи — Камалинскую 13, Манычскую, Ситниковскую, Омку, Саратовскую 1, Камалинскую [Кобылянский, 1975]. Среди образцов яровой ржи высокое со-

держание белка в зерне (14,6—17,8%) имеют сорта из северных областей европейской части СССР, с Украины и Белоруссии, из Восточной Сибири, Болгарии, Югославии и Канады. Среди 500 изученных форм озимой и яровой сорнополевой ржи от 40 до 90% образцов из Закавказья и Северного Кавказа имеют от 14 до 19,6% белка в зерне, а среди форм из Средней Азии, Афганистана и Турции высокое содержание белка в зерне имеют от 20 до 40% образцов [Кобылянский и др., 1979а]. Очень высокое содержание белка в зерне отмечено у ряда образцов различных подвидов *S. montanum* — от 16,1 до 24,4% [Кобылянский, 1975; Кобылянский и др., 1979б]. Однако это может быть результатом увеличения доли, которую составляет богатый белком зародыш в мелких зерновках этих форм.

В число сортов, отличающихся повышенным содержанием лизина в белке (4,03—4,63%), входят ряд сортов из Венгрии и Австрии, сорт Vågne из Швеции и местный сорт из Италии (K-5223), а также ряд селекционных отечественных сортов: Стендская II, Волжанка, Гибридная 2, Фалёнская, Удинская и Бурятская [Кобылянский, 1975]. Среди 500 исследованных образцов сорнополевой ржи более 4% лизина в белке зерна имеют только 5 образцов [Кобылянский и др., 1979а]. Высокий процент лизина содержится в белке зерна у высокобелковых образцов разных подвидов *S. montanum* [Кобылянский, 1975; Кобылянский и др., 1979б].

Возможности использования зерна ржи для фуражных целей тормозятся из-за того, что перевариваемость зерна уменьшается повышенное содержание в жирах ржи 5-алкилрезорцинолов, имеющих свойства ингибиторов роста [Evans e. a., 1973]. Озимая рожь имеет меньше 5-алкилрезорцинолов (169—503 мг на 1 кг зерна), чем яровая (332—717 мг на 1 кг зерна) [Конарев и др., 1977]. Наименьшее содержание 5-алкилрезорцинолов (169—246 мг) было характерно для ряда сортов из ГДР, ФРГ, Польши, Чехословакии, Болгарии. Среди 50 отечественных районированных сортов озимой ржи наименьшее содержание 5-алкилрезорцинолов (240—292 мг) свойственно сортам Прибалтики, Украины и Белоруссии, а наибольшее (420—503 мг на 1 кг зерна) — сибирским сортам. Содержание 5-алкилрезорцинолов может сильно варьировать у одних и тех же сортов в разные годы (разница может составить 75—175 мг), тогда как варьирование в зависимости от места репродукции значительно меньше. Посредством инбридинга от растений различных сортов яровой ржи, имевших 450—570 мг 5-алкилрезорцинолов на 1 кг зерна, были получены линии I₄ как с повышенным (1070—2220 мг), так и с пониженным (180—370 мг) их содержанием [Evans e. a., 1973]. Таким образом, имеющееся межсортное и межлинейное наследственное разнообразие по этому признаку является хорошей основой для его генетического исследования

и для использования форм с низким содержанием 5-алкилгидроксинолов в дальнейших селекционных программах.

5. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ КОЛЛЕКЦИЯ РЖИ

Изложенный в данной главе материал об изменчивости ржи по морфологическим, физиологическим, биохимическим признакам вместе с материалом о кариотипической изменчивости (см. главу III) дает представление о потенциале наследственного разнообразия вида *Secale cereale*. Проводя вслед за Н. И. Вавиловым сравнение рядов изменчивости ржи и родственных ей видов в пределах трибы Triticeae, мы можем еще раз убедиться в силе закона гомологических рядов в наследственной изменчивости. Действительно, параллелизм весьма значителен и дает основание ожидать обнаружения у ржи новых, еще неизвестных наследственных вариантов (например, пленчатых форм, гладкоостых форм, форм с одноцветковыми колосками, как у ячменя, форм четко безостых и форм с тройной остью, форм типа фуркатных и т. п.) и, кроме того, ожидать обнаружения у других видов наследственных вариантов, сходных с теми, какие известны у ржи (формы типа Башкирского карлика — у ячменя, формы с типичным ветроопылением — у культурной пшеницы и др.).

Необходимо особенно подчеркнуть, что только регистрация-описание наследственного разнообразия по любым признакам дает сравнительно немного информации для генетического исследования вида. К сожалению, многие наследственные варианты, о которых было описано в данной главе, недоступны для использования их в дальнейших этапах генетического исследования, поскольку они не были сохранены в виде живых образцов. Для получения информации о характере генетической детерминации наблюдаемого разнообразия оно должно быть сохранено в живом виде, в виде генетической коллекции.

Работа по изучению генетики ржи, которая проводилась на кафедре генетики ЛГУ в течение последних 35 лет, и была начата В. С. Федоровым с создания генетической коллекции. В основу коллекции положены образцы и отдельные формы с теми или иными наследственными отклонениями по структурным, морфологическим признакам, по признакам окраски различных частей растения и наличия воскового налета, по типу развития. К ним добавились полученные на основе первых образцов генетической коллекции автофертильные линии, характеризующиеся теми или иными маркерными доминантными или рецессивными признаками и вдобавок — определенными характеристиками в структуре кариотипа и в поведении хромосом при микроспорогенезе.

Разработка метода изучения генетической структуры популяций (см. главу X) и использование его для анализа десяти-

ков растений из популяции сорнополевой ржи и популяции сорта Вятка позволили нам не только выявить огромное скрытое в этих популяциях наследственное разнообразие, определяемое, по-видимому, рецессивными аллелями различных генов [Смирнов, Соснихина, 1981a], но и сохранить выявленное разнообразие, включить его в генетическую коллекцию для дальнейшего исследования. Естественно, что генетическая коллекция обогащается в ходе проведения генетического анализа за счет выделения и размножения рекомбинантных форм, сочетающих несколько маркерных признаков. В свою очередь, получение множественно маркированных форм способствует повышению эффективности дальнейшей работы по генетическому анализу изменчивости. Созданная на кафедре генетики ЛГУ, генетическая коллекция озимой и яровой ржи уникальна по своему объему и возможностям использования при исследовании генетики и цитогенетики этого вида. Она содержит более 100 автостерильных форм, отличающихся от стандартного типа по одному или нескольким маркерным признакам, и более 300 автофертильных линий, многие из которых также обладают одним или несколькими маркерными признаками, отличающими их от растений стандартного типа.

В то же время следует подчеркнуть то огромное значение, которое имеет мировая коллекция образцов озимой и яровой ржи, поддерживаемая в живом виде и интенсивно изучаемая во Всесоюзном институте растениеводства. Потенциал изменчивости по морфологическим, физиологическим и биохимическим признакам, заключенный в этой коллекции, имеет неосценимое значение для развития генетики количественных признаков ржи и для формирования программ современной селекции ржи.

ГЛАВА V

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ НАСЛЕДСТВЕННОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ, ФИЗИОЛОГИЧЕСКИМ И БИОХИМИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

Изучение различных образцов сорнополевой ржи, а также местных и селекционных сортов выявило широкий потенциал наследственной изменчивости в пределах вида *Secale cereale* и отчасти у родственных видов ржи. Однако большая часть этого наследственного разнообразия не была проанализирована методом генетического анализа, и о характере наследования аномальных форм сведений нет. Несмотря на то, что первые результаты по генетике ржи были получены Чермаком и некоторыми другими исследователями еще в начале нашего века

Таблица 7. Опубликованные результаты генетического изучения наследственного разнообразия ржи по морфологическим, физиологическим, биохимическим признакам

Признаки	Доминантный признак	Рецессивный признак	Самостоятельный ген	Сопоставление классов в расщеплении	Реальные расщепления	Авторы
Ломкость стебля и колоса	Неломкий	Ломкий	<i>B - b</i>	3 : 1	98 неломк. : 26 ломк.	Davidson e. a., 1924
				3 : 1	188 неломк. : 56 ломк.	Brewbaker, 1926
				3 : 1	4019 неломк. : 1392 ломк.	Sybenga, Prakken, 1962
				3 : 1		Романова, 1982
Ломкость колоса	Ломкий	Неломкий		3 : 1		Tschermak, 1906 **
				3 : 1	15 ломк. : 6 неломк.	Ossent, 1930, цит. по: Riley, 1955; Tan e. a., 19776.
Опушение соломины под колосом	Опушен.	Неопушен.	<i>Hr - hr</i>	3 : 1		Riley, 1955
				3 : 1	136 опуш. : 52 неопуш.	Tschermak, 1906 **
Опушение наружных цветковых чешуй	Опушен.	Неопушен.				Tan e. a., 19776
Наличие ресничек на наружной цветковой чешуе	С ресничками	Без ресничек		3 : 1	27 с респ. : 7 без респ.	Агеев, 1929
Форма колоса	Неветвист	Ветвист. (monstrosus)		3 : 1	1744 норм. : 575 monstr.	Tschermak, 1906 **
	"	canary	<i>C - c</i>	3 : 1	2247 норм. : 760 canary	Суриков, 1971a
	Нормальный колос	elymoides		3 : 1	1039 норм. : 294 elymoid.	Нечас, 1961
	elymoides	Нормальн.		3 : 1	196 elymoid. : 79 норм.	Sybenga, Prakken, 1962
Отсутствие колоса	С колосом	Без колоса	<i>Sl - sl</i>	3 : 1	66 с кол. : 17 без колоса	Stutz, 1962
Короткостебельность	Высокий	Короткий	<i>Hl - hl</i>	3 : 1	377 выс. : 118 корот.	Тот же
	Короткий	Высокий		3 : 1	205 кор. : 70 высок.	Краснюк, 1936a
				1 : 1 *	243 кор. : 252 высок.	Кобылянский, 1971a, 1972, 1973
Низкостебельность с большим числом узлов и ветвлением стебля (тип Башкирского карлика)	Высокий	Низкостебельный с ветвлением	<i>Br - br</i>	3 : 1	1459 высок. : 453 низкост.	Тот же
				3 : 1	776 высок. : 253 низкост.	Суриков, Романова, 1971, 1976
				1 : 1 *	182 высок. : 153 низкост.	Попов, Васько, 1979
Карликовость	Высокий	Карлик		3 : 1	415 высок. : 150 карл.	Те же
	"	Короткостебельный плотноколодый безостый	<i>Al - al</i>	3 : 1		Nalepa, Grzesik, 1975
	"	тип Московского карлика		3 : 1	692 высок. : 227 карл.	Sybenga, Prakken, 1962
	"	Карлик	<i>D₁ - d₁</i>	3 : 1	392 высок. : 127 карл.	Кобылянский, 1971, 1973
						Sybenga, Prakken, 1962

* Результаты анализирующего скрещивания.

** Цит. по: Matsuura, 1933; Jain, 1960.

Таблица 7 (продолжение)

Признаки	Доминантный признак	Рецессивный признак	Символ признака	Соотношение доминантных и рецессивных расщеплений	Реальные расщепления	Авторы	
Карликовость	Высокий	Карлик	$D_2 - d_2$	3:1	662 высок.: 209 карл.	Sybenga, Prakken, 1962	
	"	"		3:1	26 высок.: 7 карл.	Суриков, 1971a	
Опушение листового влагалища	Опушен.	Неопуш.	$Hs - hs$	3:1	5213 опуш.: 1785 неоп.	Tschermak, 1906** Суриков, Романова, 1978	
Наличие лигулы	С лигулой	Без лигулы		3:1	794 с лиг.: 256 без лигулы	Краснюк, 1936a	
Форма куста	Сомкнутый	Пространственный	$P - p$	3:1		Sybenga, Prakken, 1962	
Форма нижнего узла	Прямой	Изогнутый	$Bn - bn$	3:1		Sybenga, Prakken, 1962	
Развитие вторичных корней	Сильное	Слабое	$Sr - sr$	3:1		Sybenga, Prakken, 1962	
Образ жизни	Многолетний	Однолетний		3:1		Tschermak, 1906**, Дука, 1938; Державин, 1950, 1958	
				3:1	15 многолет.: 6 однолет.	Ossent, 1930, цит. по: Riley, 1955	
Тип развития	Яровой	Озимый		3:1		Riley, 1955	
				3:1	387 яров.: 134 озим.	Tschermak, 1906**	
				15:1	1761 яров.: 98 озим.	Purvis, 1939 Wexelsen, 1969	
Мужская стерильность (генная)	Фертильная пыльца	Стерильная пыльца		63:1	576 яров.: 13 озим.	Тот же	
				7:1*	409 яров.: 51 озим.	" "	
			$Ae - ae$	3:1	5064 яров.: 1680 озим.	Суриков, Романова, 1978, 1980	
			$Ae_1 - ae_1$	15:1	2927 яров.: 349 озим.	Те же	
	Восстановление фертильности при цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС)	Сохранение стерильности	$Ae_2 - ae_2$	3:1	109 ферт.: 35 стер.	Кобылянский, Катерова, 1973б	
				1:1*	63 ферт.: 73 стер.	Те же	
			$Rf - rf$	3:1	1821 ферт.: 570 стер.	Кобылянский, 1969, 1971б; Кобылянский, Катерова, 1973б; Катерова, 1975	
				1:1*	1301 ферт.: 1181 стер.	Те же	
			$Rf - rf$	3:1	1917 ферт.: 622 стер.	Ключко, Белоусов, 1972	
				1:1*	247 ферт.: 222 стер.	Те же	
	При цитоплазме Р		$Rf - rf$	3:1		Madej, 1975	
			$Rf - rf$	3:1		Madej, 1975	
				1:1*		Мадей, 1975	
			$Rf_1 - rf_1$ $Rf_2 - rf_2$	9:7	160 ферт.: 96 стер.	Кобылянский и др., 1980	
При цитоплазме Р			$Rf_1 - rf_1$ или $Rf_2 - rf_2$	3:1	287 ферт.: 77 стер.	Те же	
При цитоплазме R			$Rf_3 - rf_3$	3:1	35 ферт.: 10 стер.	Кобылянский и др., 1980	

Признаки	Доминантный признак	Устойчивость к болезням	Степень устойчивости к болезням в расщеплениях	Реальные расщепления	Авторы
Устойчивость к мучнистой росе <i>Erysiphe graminis</i> в фазах: всходы — выход в трубку колосшение	Устойчивый Восприимчивый	Восприимчивый Устойчивый	3:1 3:1	365 устойчив.: 132 воспр.	Кобылянский, 1975, 1977a, 1978 Тот же Kast, Geiger, 1982
Устойчивость к 41 изоляту <i>E. graminis</i> f. sp. <i>secalis</i>	Устойчивый	Восприимчивый	3:1	91 устойчив.: 19 воспр.	Mains, 1926
Устойчивость к листовую ржавчину <i>Puccinia dispersa</i>	Устойчивый	Восприимчивый	3:1	95 устойчив.: 32 воспр.	Mains, 1926
Устойчивость к стеблевой ржавчине <i>Puccinia graminis</i> f. sp. <i>secalis</i> : к культуре 60-L-1	Устойчивый	Восприимчивый	<i>SrA, SrC</i> <i>SrL, SrG</i> <i>SrI</i> 3:1 15:1 13:3 63:1	2889 устойчив.: 925 воспр. 2699 устойчив.: 162 воспр. 1082 устойчив.: 226 воспр. 1271 устойчив.: 17 воспр.	Tan e. a., 1976 Тот же „ „ „ „
к культуре 57241			<i>SrA, SrC</i> <i>SrE, SrF</i> 3:1	1487 устойчив.: 474 воспр.	„ „
к культуре 67401			15:1 13:3 63:1 <i>SrA, SrG</i> <i>SrL, SrM</i> 3:1	1594 устойчив.: 107 воспр. 1304 устойчив.: 274 воспр. 1436 устойчив.: 55 воспр. 758 устойчив.: 224 воспр.	„ „ „ „ „ „ „ „
Устойчивость к стеблевой ржавчине <i>Puccinia graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> к культурам 126-ANZ-6, 7, 11 и 21 ANZ-0	Устойчивый	Восприимчивый	<i>SrA, SrB</i> <i>SrC, SrE</i> <i>SrG, SrH</i> <i>SrI, SrJ</i> <i>SrK</i>	2310 устойчив.: 153 воспр. 2164 устойчив.: 34 воспр.	„ „ „ „ Tan e. a., 1977
Срок созревания	Раннеспелость	Позднеспелость			Tschermak, 1906**
Скорость прорастания семян	Замедленное (от дикорастущих форм)	Быстрое (от культурной ржи)			Tschermak, 1906**
Окраска перикарпа зерновок	Темный (фиолетовый)	Неокрашенный	3:1		Steglich, Pieper, 1922**
Окраска алеуронового слоя эндосперма зерновок	Зеленый или серо-зеленый	Светлый	3:1		Rumker, 1911, 1912**; Steglich, Pieper, 1922**
			<i>A—a</i> <i>A—a, B—b</i> 3:1 9:7		Dumon, 1932 Dumon, 1938

Таблица 1 (продолжение)

Признаки	Доминантный признак	Рецессивный признак	Символы генов	Соотношения классов в расщеплении	Реальные расщепления	Авторы
Окраска алейронового слоя эндосперма зерновок	Зеленый или серо-зеленый	Светлый	$A-a$	3:1	1793 зел.: 580 светл.	Watkins, White, 1964
				1:1*	931 зел.: 887 светл.	Те же
			$B-b$	3:1	1667 зел.: 549 светл.	" "
				1:1*	806 зел.: 842 светл.	" "
			$A-a, B-b$	Комплементарное взаимодействие	425 зел.: 422 светл. (F_2 от $AaBb$) 328 зел.: 97 светл. (F_2 от $ABab$)	" "
Антоциановая окраска различных частей растения (тестируется по проросткам)	Наличие антоциана	Отсутствие антоциана		3:1	55 с ант.: 18 без ант.	Агеев, 1929
			$A-a$	3:1		Dumon, 1932, 1938
			$A-a$	3:1	189 с ант.: 50 без ант.	Суриков, 1960a
			$A-a$	3:1	3623 с ант.: 1189 без ант.	Sybenga, Prakken, 1962
				9:7	150 с ант.: 142 без ант.	Гуляева, 1980
			$R-r$	3:1	727 с ант.: 217 без ант.	Watkins, White 1964
				1:1*	464 с ант.: 463 без ант.	Те же
			$A-a$	3:1	1793 с ант.: 580 без ант.	" "
				1:1*	931 с ант.: 887 без ант.	" "
			$A-a, R-r$	Комплементарное взаимодействие	465 с ант.: 404 без ант. (F_2 от $AaRr$) 139 с ант.: 93 без ант.	" "
Антоциановая окраска ушков листа	Окрашены	Неокрашены	Au_1-au_1, Au_2-au_2	Комплементарное взаимодействие		Tschermak, 1923** Ruebenbauer, Ruebenbauer, 1977
	Неокрашены	Окрашены	$Su_1-su_1, Su_2-su_2, Su_3-su_3$	Комплементарное взаимодействие при подавлении эффекта генов Au_1 и Au_2		Те же
Окраска соломы	Слабоокрашенная	Красная		3:1	23 сл. окр.: 3 красн.	Суриков, 1971a
Восковой налет на растении	Наличие воскового налета	Отсутствие воскового налета		3:1		Tschermak, 1906**; Heribert-Nilsson, 1917**
				3:1	2016 с воск.: 498 без воск.	Краснюк, 1936a
			$W-w$	3:1	138 с воск.: 57 без воск.	Суриков, 1960a
			$W-w$	3:1	3626 с воск.: 1155 без воск.	Sybenga, Prakken, 1962
Окраска листьев (тестируется по проросткам)	Зеленые проростки	Проростки с хлорофильными аномалиями				
		Желтые		3:1		Nilsson-Ehle, 1913**
		Белые альбиносы		3:1		Nilsson-Ehle, 1913**; 1916**

Признаки	Доминантный признак	Рецессивный признак	Соотношение признаков	Соотношение расщеплений	Реальные расщепления	Авторы
Окраска листьев (тестируется по проросткам)	Зеленые проростки	viridescens white		3:1	197 зел. : 135 virescent	Brewbaker, 1926
		Золотисто-зеленые		3:1	10 зел. : 11 золот.	Тот же
		С желто-зелеными пятнами		1:1	87 зел. : 78 полос.	" "
		Белые альбиноссы		3:1	613 зел. : 207 альб.	Агеев, 1929
		Белые альбиноссы	$W_1 - w_1 = w_1$ $W_2 - w_2 = w_2$			Dumon, 1954, 1961; Dumon, Laeremans, 1963
		Зеленеющие virescent	$C_1 - c_1$ $C_2 - c_2$			Те же
		Желтеющие lutescent	$C_1 - c_1$ $C_2 - c_2$			" "
		Оранжевые (xantha)		3:1	8125 зел. : 2960 оранжев. (в теплице)	Muntzing, 1963, 1968
		Оранжевые (xantha)		3:1 ***	5141 зел. : 1830 оранжев. (в поле)	Тот же
Цвет колоса при колошении	Зеленый	Альбиноссы		1:1 ***	273 зел. : 365 оранжев.	" "
		Зеленеющие		3:1	124 зел. : 26 альб.	Суриков, 1971a
		Зеленеющие	$Vz - vz$	3:1	366 зел. : 137 virescent	Суриков, 1971b
		С бело-зеленым окрашиванием листа	$Wh - wh$	3:1	562 зел. : 183 с бел. окр. листа	Тот же
		Желто-зеленые flavovirescent	$Fv - fv$	3:1		Шилко, Кедров-Зихман, 1982
		Колос с частично белыми чешуями		3:1		Sirks, 1929**
		Кодоминирование	$Ph-2$		Соответствие соотношения генотипов в нескольких популяциях равновесному соотношению по Гарди-Вайнбергу	Jaaska, 1979
		Кодоминирование	6 генот.			Johansson, 1969
		Кодоминирование	$Est 1$ (4 аллели)	1:2:1	72 : 143 : 82	Schmidt-Stohn, 1979
		Кодоминирование	$Est 2$ (2 аллели)	1:2:1	15 : 38 : 21	Тот же
Варианты эстераз при изоэлектрофокусировании: эстеразы из листьев	Кодоминирование	Кодоминирование	$Est 1$ (5 аллелей)	1:2:1	178 : 399 : 169	Кудрякова, 1982a
		Кодоминирование	$Est 2$ (2 аллели)	3:1	378 с изоз. : 134 без изоз.	Та же
эстеразы из покоящегося эндосперма	Наличие изозимов 18 и 19	Отсутствие изозимов 18 и 19				

Т а б л и ц а 7 (продолжение)

Признаки	Доминантный признак	- Рecessивный признак	Символы генов	Соотношения классов в расщеплении	Реальные расщепления	Авторы
Варианты катодных пероксидаз: зародыша	Кодоминирование		<i>CPX-A</i> (3 аллели)	1:2:1	57:116:56	Garcia c. a., 1982
	Наличие изозима	Отсутствие изозима		3:1	425 с изоз. : 132 без изоз.	Те же
			<i>CPX-C</i>	3:1	43 с изоз. : 11 без изоз.	" "
			<i>CPX-D</i>	3:1	462 " : 150 "	" "
			<i>CPX-E</i>	3:1	397 " : 148 "	" "
			<i>CPX-F</i>	3:1	136 " : 50 "	" "
			<i>CPX-G</i>	3:1	59 " : 26 "	" "
эндосперма	Наличие изозима	Отсутствие изозима	<i>CPX-1</i>	3:1	122 " : 30 "	" "
			<i>CPX-2</i>	3:1	717 " : 251 "	" "
			<i>CPX-3</i>	3:1	252 " : 104 "	" "
			<i>CPX-4</i>	3:1	188 " : 58 "	" "
			<i>CPX-5</i>	3:1	864 " : 287 "	" "
			<i>CPX-6</i>	3:1	480 " : 186 "	" "

[Jain, 1960], до сих пор вид *S. cereale* остается мало изученным в генетическом плане. В данной главе рассмотрены имеющиеся в литературе сведения о характере генетической детерминации различных признаков и свойств у этого вида, а также результаты исследований по генетике ржи, полученные в лаборатории генетики растений кафедры генетики ЛГУ.

Имеющиеся в литературе данные о генетическом контроле морфологических, физиологических и биохимических признаков приведены в табл. 7. Эти данные показывают, что в большинстве случаев различия между скрещиваемыми формами контролировались моногенно, хотя относительно некоторых признаков известен лишь характер доминирования при скрещивании наследственно различающихся форм. Для отдельных признаков выявлен дигенный или тригенный контроль. Иногда предположение о дигенном или тригенном наследовании подкрепляется изучением результатов анализирующего скрещивания и анализом соотношения числа расщепляющихся и нерасщепляющихся семей в F_3 и последующих поколениях [Wexelsen, 1969; Tan e. a., 1976; Суриков, Романова, 1980]. Значительное количество различных карликовых форм позволяет рассчитывать на более полное выявление системы генов, контролирующих ростовые процессы и морфогенез. Так, Сибенга и Праккен [Sybenga, Prakken, 1962] описали 3 гена карликовости (al , d_1 , d_2), в ряде исследований показан характер взаимодействия гена $H1$ и рецессивных аллелей генов, определяющих тип Московского карлика и Башкирского карлика [Кобылянский, 1973; Попов, Васько, 1979]. Использование в генетическом анализе автофертильных линий позволило получить первые детальные сведения о системах генов, контролирующих устойчивость к определенным расам стеблевой ржавчины [Tan e. a., 1976, 1977]. Предположение же о наличии довольно сложной системы из пяти генов, контролирующих антоциановую окраску ушков и лигулы [Ruebenbauer, Ruebenbauer, 1977], по существу никак не доказано авторами, поскольку все потомства, которые они анализировали, содержали всего от 5 до 72 растений.

Роль цитоплазмы в генетической детерминации признаков ржи отмечается редко. Получены данные, свидетельствующие о материнском влиянии на крупность зерновок [Frimmel, 1939; Wellensiek, 1948 — обе работы цит. по: Jain, 1960; Кобылянский и др., 1975a], длину стебля [Кобылянский, Кузнецова, 1970], длину колоса и кустистость [Nürnberg-Krüger, 1951, цит. по: Кобылянский и др., 1975]. Описано неменделевское наследование пестролистности у ржи, причем в некоторых скрещиваниях наблюдается материнское наследование [Fröst e. a., 1970]. Наиболее четким примером цитоплазматической наследственности у ржи является наследование некоторых типов мужской стерильности. При опылении растений с недоразвитыми пыльниками пылью от фертильных растений в одних случаях

получают гибриды с мужской стерильностью (закрепление стерильности), в других — гибриды с фертильной пылью (восстановление фертильности). Закрепление стерильности в ряде поколений таких скрещиваний — свидетельство в пользу цитоплазматической природы мужской стерильности, вызываемой измененными цитоплазматическими факторами. Восстановление фертильности у гибридов при скрещивании с некоторыми формами — свидетельство наличия у них ядерных генов (Rf), доминантные аллели которых способны подавлять эффект «стерильной» (S) цитоплазмы. Фертильные формы, закрепляющие стерильность при скрещивании, не несут доминантных аллелей генов Rf , но имеют нормальную пыльцу, поскольку у них отсутствуют цитоплазматические факторы стерильности ($N rfrf$). Получение только фертильных растений при скрещивании $\text{♀ } N rfrf \times \text{♂ } S R/rf$ и расщепление на фертильные и стерильные в реципрокном скрещивании — еще одно убедительное доказательство цитоплазматической природы детерминантов стерильности [Кобылянский, 1969, 1971; Ключко, Белоусов, 1972; Мадей, 1975]. Описано уже несколько различных типов ЦМ у ржи: типы R , P , $Wcms$, $Smol$. 128/3 [Кобылянский, 1969; Geiger, Schnell, 1970; Мадей, 1975]. О различиях между типами ЦМС судят на основании того, что одни и те же генотипы являются закрепителями стерильности для одних типов и восстановителями фертильности для других.

При изучении гибридов между формами с наследственными различиями по количественным признакам в F_1 в разных комбинациях наблюдаются разные эффекты — превышение над показателем лучшего родителя (гетерозис), доминирование родительской формы с более высоким или с более низким значением признака, промежуточное проявление признака, проявление значения признака меньшего, чем у худшей родительской формы (депрессия, отрицательный гетерозис). Изучив более 10 гибридов F_1 , В. Д. Кобылянский с соавторами [1975] обнаружили перечисленные варианты наследования в отношении продуктивной кустистости, числа зерен в колосе, массы зерна главного колоса и с растения, крупности зерновок, длины и плотности колоса, числа колосков в колосе, завязываемости зерна. В F_2 обычно наблюдается непрерывное варьирование по изучаемому признаку, принимаемое как свидетельство того, что уровень количественного проявления признака контролируется полигенно. Наследственный характер изменчивости, наблюдаемой в F_2 , доказывается успешностью отбора в плюс или минус направлении.

Исследования по генетике ржи в нашей лаборатории были начаты В. С. Федоровым на основе созданной им генетической коллекции ржи. В ее состав вошли и автофертильные линии, способные к завязыванию зерна при самоопылении. Вовлечение автофертильных линий в генетический анализ открыло допо-

нительные возможности при проведении генетического анализа у ржи. Появилась, в частности, возможность анализировать расщепление в семьях от самоопыления, содержащих большое количество растений (по нескольку десятков). При изучении наследования некоторых признаков именно возможность такого анализа позволила выяснить характер генетической детерминации наблюдаемых различий. Результаты, полученные нами при изучении характера наследования различных признаков ржи, сведены в табл. 8. В ней указаны и те комбинации скрещиваний, в которых полученные расщепления в F_2 не удовлетворяли теоретически ожидаемым при моногенном или дигенном наследовании. Причины этих отклонений в каждом случае нам неясны, однако вопрос о том, почему подобные отклонения могут появляться, специально рассматривается далее в главе 8.

Представленные в табл. 8 результаты свидетельствуют о том, что при исследовании многочисленных комбинаций скрещиваний мы в большинстве случаев выявляли моногенные различия между скрещиваемыми формами. Суммарные результаты учета расщепления по всем исследованным комбинациям скрещиваний в ряде случаев выявляют заметный недостаток растений рецессивного фенотипа, что часто отмечают и другие авторы. Нашими исследованиями выявлены следующие гены ржи: *M-m* — ген, контролирующий форму колоса — нормальную или типа *monstruosum* [Федоров, 1960, 1961а, б, 1964, 1971б]; *Ct-cl* — высокостебельный или карликовый (*compactum*) тип растения [Федоров и др., 1967в, 1970а, 1971б]; *V-v* — наличие или отсутствие опушения на наружных цветковых чешуях [Федоров и др., 1970в, 1971б]; *Rp-rp* — гладкая или гофрированная (*rhytidophyllus*) листовая пластинка [Федоров и др., 1971б]; *Sp-sp* — свисающие или торчащие (*strictophyllus*) листовые пластинки; *Vs-vs* — фиолетовая или нефилетовая окраска зерновки (окрашен перикарп); *N-n* — темная (*nigrum*) или соломенно-желтая окраска спелого колоса.

Как и другие исследователи, мы выявили ген антоциановой окраски различных частей растения: *Vi-vi* [Федоров, 1964; Федоров и др., 1971б]. В нашей работе подтвердилось и то, что этот же основной ген контролирует и серо-зеленую окраску или отсутствие окраски зерновок (мы обозначаем их как белые). Комплементарным к гену *Vi* в определении серо-зеленой окраски зерновки является ген *C* [Федоров, 1961в; Федоров и др., 1971б]. Этот ген не влияет на развитие антоциановой окраски в различных частях растения, так что зерновки ссс — светлые (мы называем их желтыми), а проростки из них — красные. Серо-зеленая окраска развивается за счет наличия пигмента в алейроновом слое эндосперма зерновки, поэтому наследование этой окраски — ксенийное [Федоров, 1961в; Федоров и др., 1971б]. Антоциановая окраска в ушках листа, по нашим данным, развивается в результате комплементарного взаимодействия

Таблица 8. Результаты генетического анализа

наследования ряда признаков ржи

Признаки	Ожидаемое расщепление в F ₂	Число исследований комбинаций	Суммарное соотношение в F ₂	Гены	Комбинации с отклонениями в расщеплении от теоретически ожидаемых	
					число комбинаций	общее количество растений
Серо-зеленая окраска зерновок	9 зелен. : 7 светлых	8	2304 зелен. : 1813 светлых	<i>Vi, C</i>	—	—
Фиолетовая окраска зерновок	3 фиолет. : 1 нефiolet.	12	1905 фиолет. : 723 нефiolet.	<i>Vs</i>	4	464
Отсутствие антоциана на всем растении	3 с ант. : 1 без ант.	24 (анализ по всходам) 96 (анализ по растениям)	7055 фиолет. : 2296 зелен. 27496 с ант. : 9329 без ант.	<i>vi</i> <i>vi</i>	3 (анализ по всходам) 20 (анализ по растениям)	1668 7794
Ушки листа красные (с антоцианом)	3 с крас. ушк. : 1 с бел. ушк. 9 с крас. ушк. : 7 с бел. ушк.	25 7	7767 с крас. ушк. : 2775 с бел. ушк. 3106 с крас. ушк. : 2311 с бел. ушк.	<i>R</i> <i>R₁, R₂</i>	18	9611
Отсутствие антоциана на всем растении и красные ушки листа	9 с крас. ушк. : 7 с бел. ушк. 27 с крас. ушк. : 37 с бел. ушк.	11 3	1339 с крас. ушк. : 1016 с бел. ушк. 2681 с крас. ушк. : 3619 с бел. ушк.	<i>vi, R</i> <i>vi, R₁, R₂</i>	1 —	364 —
Отсутствие воскового налета на растении	3 с воск. : 1 без воск. 9 с воск. : 7 без воск.	129 5	36858 с воск. : 12056 без воск. 149 с воск. : 125 без воск.	<i>epr</i> <i>epr, w</i>	7 —	2380 —
Отсутствие воскового налета на колосе	9 с воск. на кол. : 7 без воск. на кол.	3	311 с воск. на кол. : 232 без воск. на кол.	<i>es₁, es₂</i>	—	—
Отсутствие воскового налета на растении и только на колосе	27 с воск. на кол. : 37 без воск. на кол.	4	524 с воск. на кол. : 705 без воск. на кол.	<i>epr, es₁, es₂</i>	—	—
Ветвистый колос	3 норм. : 1 ветвист.	57	11756 норм. : 3684 ветвист.	<i>m</i>	11	5746
Карликовость	3 норм. : 1 карлик	70	22574 норм. : 6924 карлика	<i>ct</i>	12	5566
Низкостебельный многолистный тип растения	3 норм. : 1 многолистн.	16	6050 норм. : 2001 многолистн.	<i>mn</i>	1	1477
Короткостебельность	3 коротк. : 1 высок.	15	4874 коротк. : 1672 высок.	<i>HI</i>	1	264
Беслигульность	3 с лигулой : 1 без лигулы	46	9306 с лиг. : 2924 без лиг.	<i>el</i>	1	375
Опушение наружных цветковых чешуй	3 с опуш. : 1 неопуш.	46	13493 с опуш. : 4394 без опуш.	<i>v</i>	17	5333
Гофрированный лист	3 норм. : 1 гофриров.	1	587 норм. : 209 гофриров.	<i>rp</i>	—	—
Темная окраска колоса	3 темн. : 1 светлый	15	1833 темн. : 617 светлых	<i>N</i>	4	758
Тип развития	3 яровых : 1 озимый	14	2206 яровых : 759 озимых	<i>Ap</i>	4	1857
Ломкость стебля и колоса	3 сломк. : 1 ломкий	3	620 сломк. : 240 ломких	<i>fr</i>	1	185
Торчащие листья	3 норм. : 1 торчащ.	1	76 норм. : 38 торчащ.	<i>sp</i>	—	—

ствия трех генов — *Vi*, *R₁*, и *R₂* [Федоров, Смирнов, 1967; Федоров и др., 19716].

Наши результаты подтверждают имеющиеся в литературе данные о наличии гена, контролирующего развитие воскового налета на всем растении, мы обозначили этот ген символом *Epr—epr* [Федоров, 1961a, 1964; Федоров и др., 19716]. Вместе с тем развитие воскового налета на колосе, по нашим данным требует комбинентарного взаимодействия трех генов — *E₁*, *E₂* и *E₃* [Федоров и др., 19676, 19716].

Изучая характер наследования выделенной В. Д. Кобылянским [1971] короткостебельной формы ЕМ—I, мы подтвердили его заключение о том, что короткостебельность этого типа контролируется доминантной аллелью одного гена (*HI*). Исследование в скрещиваниях Башкирского карлика позволило нам установить, что такой тип растения определяется гомозиготностью по рецессивной аллели одного гена — *mn* (*multinodosum*).

Наши данные о моногенном контроле ярового или озимого

тина развития — ген *Ae—ae* [Федоров и др., 1970б, 1971б], наличия или отсутствия лигулы — ген *El—el* [Федоров и др., 1970б, 1971б] и прочности или ломкости стебля и колоса — ген *Fr—fr* (*fragilis*) аналогичны подобным результатам, полученным другими исследователями. Вместе с тем при изучении наследования некоторых признаков нам не удалось еще прийти к установлению определенных генотипов. У гибридов F_1 с участием форм без ресничек по килю наружной цветковой чешуи и без опушения под колосом имеются реснички и опушение. Однако расщепление в F_2 заставляет предполагать, что скрещиваемые формы различаются по нескольким генам. С подобными трудностями при интерпретации полученных результатов неоднократно сталкивались и другие исследователи. Например, в генетическом контроле восстановления фертильности при ЦМС, очевидно, принимает участие большее число генов, чем выявлено в настоящее время [Здрилько, Адамчук, 1975; Катерова, 1975].

Сопоставление данных по генетике ржи, полученных разными исследователями, можно сделать только посредством вовлечения в генетический анализ мутантных форм, исследованных разными авторами. Только таким образом, проводя стандартный тест на аллелизм, можно убедиться в идентичности или различии генов, установленных разными авторами. Такое испытание провела, например, З. Б. Гуляева [1980], показавшая, что выявленная ею форма без антоциана определяется геном, не идентичным установленному нами гену *ai*. Такой анализ фенотипически схожих мутантных форм проводили и мы. Он показал, что одна из выделенных нами безантоциановых форм — безантоциановая форма *aa* Сибенги и Праккена определяется мутациями гена *ai*, а две другие обнаруженные нами безантоциановые формы идентичны друг другу, но определяются мутацией гена *ai*₂, не идентичного гену *ai* (расщепление в F_2 947 с антоцианом: 602 без антоциана близко к соотношению 9:7). Проверка формы без воскового налета Сибенги и Праккена показала, что определяющий ее ген *w* неидентичен гену *epi*. Гибриды между этими двумя формами имеют восковой налет, а в F_2 наблюдается расщепление 9 с воск.: 7 без воск. (табл. 8). Еще четыре формы без воскового налета, выделенные нами в разных инбредных потомствах, оказались различными по своей генетической основе. Одна из них определяется рецессивной аллелью гена *epi*, а три другие идентичны друг другу, но детерминированы рецессивной аллелью гена, не идентичного генам *epi* и *w* (расщепление в F_2 573 с воск.: 454 без воск.). Мы дали ему символ *epi*₂. Генетический анализ показал, что выявленные нами в инбредных потомствах формы без лигулы и с недоразвитой лигулой определяются рецессивными аллелями генов, не идентичных гену *el* (это гены *el*₂ и *la*), при этом рецессивная аллель гена *el*, по-видимому, подавляет проявление мутаций

$e/2$ и $1a$. Проверка на аллелизм нескольких независимо выделенных форм типа *monstrosum*, а также трех независимо выделенных карликовых форм, сходных с Московским карликом, показала их аллельность соответственно генам *m* и *ct* [Федоров и др., 1971б].

Перечисленные результаты показывают большое значение работы по проверке сходных мутаций на аллелизм. При этом выявляется система, серия генов, контролирующих развитие определенного признака, и устанавливается характер взаимодействия между ними. Только наличие таких данных может открыть возможности для сопоставления серий гомологичных генов у разных видов [Смирнов, Ватти, 1971; Густафсон, 1981]. Развитие исследований по выявлению таких систем генов у ржи позволит проводить сравнительно-генетические сопоставления этого вида с видами других злаков, значительно лучше изученных в генетическом плане (см. сводку Захарова, 1979).

Основой для таких исследований должна служить генетическая коллекция, в образцах которой сосредоточивается внутривидовое наследственное разнообразие. Наши исследования базировались на генетической коллекции озимой и яровой ржи, которую мы создавали под руководством В. С. Федорова. В процессе проведения генетического анализа коллекция пополнялась рекомбинантными формами, которые выделяли из F_2 и размножали под изоляторами. Происхождение некоторых форм нашей генетической коллекции приведено на рис. 4. В настоящее время наша генетическая коллекция ржи насчитывает около 100 образцов автостерильных форм, маркированных доминантными или рецессивными аллелями различных генов, а также более 300 генетически маркированных автофертильных линий. Использование в скрещиваниях множественно маркированных форм генетической коллекции позволяет в одном потомстве F_2 изучать совместное наследование сразу 5–6 генов. Использование при проведении скрещиваний безантоциановых белозерных образцов генетической коллекции (*vivi*) в качестве материнских форм позволяет осуществлять скрещивания без кастрации, отбирая гибридные зерновки по их серо-зеленой окраске и по красной окраске всходов из этих зерновок. Именно такая маркировка одной из форм *monstrosum* позволила осуществить проверку ее на аллелизм с другими фенотипически сходными формами, поскольку кастрировать колосья *monstrosum* практически невозможно.

В последние десятилетия для изучения генетической роли отдельных хромосом ржи в детерминации тех или иных признаков используют линии пшеницы с добавлением пары хромосом ржи (дополненные линии) или замещением какой-либо пары хромосом пшеницы на пару хромосом ржи (замещенные линии). Л. Е. Ивенс и Дж. Ю. Сколс [1980] в своем обзоре цитируют ряд исследований, в которых на основании изучения таких до-

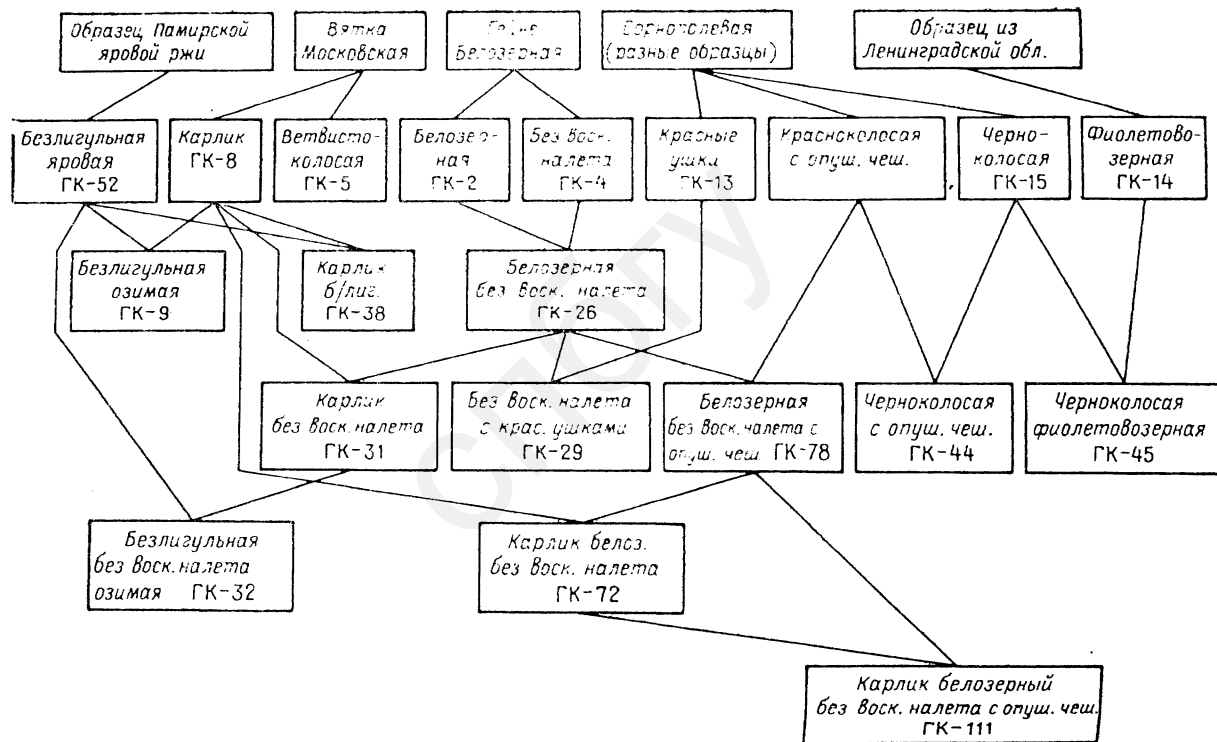


Рис. 4. Происхождение некоторых образцов генетической коллекции ржи кафедры генетики Ленинградского университета

полненных и замещенных линий пшеницы делали заключения о роли отдельных хромосом ржи в повышении содержания белка (хромосомы 3R, 4R, 6R и 7R сорта Кинг II и 2R сорта Империял), лизина (хромосома 5R от сорта Кинг II), пролина (хромосома 6R от Кинг II).

Проведя подобное исследование нескольких серий дополненных и замещенных линий пшеницы, Н. В. Кудрякова [19826] пришла к выводу о том, что гены, контролирующие специфические для ржи изозимы алкогольдегидрогеназы, локализованы в хромосоме 4R/7R у сортов Кинг II и Даколд, в хромосоме 4R сорта Петкус и в хромосоме 7R/4R сорта Империял. Ген (или гены) специфических для ржи изозимов эстеразы локализовались в хромосоме 6R, а гены специфических β -амилаз — в хромосоме 5R. Автор считает, что изученные специфические изозимы этих трех ферментов могут служить биохимическими маркерами хромосом 5R, 6R и 4R/7R у дополненных и замещенных линий пшеницы и форм тритикале.

Выявление новых вариантов внутривидового наследственного разнообразия у ржи, сохранение его в генетических коллекциях и проведение тщательного генетического анализа мутантных форм, включая проверку на аллелизм — это основа дальнейшего прогресса в познании генетической системы вида *Secale cereale* — одной из важнейших продовольственных культур.

ГЛАВА VI

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ МЕЙОЗА У РЖИ

Рожь относится к числу объектов, благоприятных для изучения мейоза. Особенно успешно она исследуется с использованием методики давленных препаратов, так как однослойное расположение мейоцитов в пыльнике дает возможность получать препараты с огромным количеством материнских клеток пыльцы, расположенных в одной плоскости [Романов, 1970]. Клетки в хромосомы крупные, картины отдельных стадий мейотического деления ясные и четкие, что позволяет использовать рожь в качестве модельного объекта для изучения закономерностей мейотического процесса и в первую очередь вопросов хиазмообразования и гомологичной конъюгации [Rees, 1955a, б, 1957a, б; Rees, Thompson, 1956; Rees e. a., 1958; Sybenga, 1960, 1965a, б, 1970; Jones, 1967; Sybenga, Verhaar, 1975; Thomas, Kaltsikes, 1976]. Течение мейоза у ржи изучено достаточно детально, подробные сведения о мейозе у различных видов ржи содержатся в обзоре Джейна [Jain, 1960] и книге А. М. Мошкович и А. А. Чеботаря «Рожь» [1976]. В этой главе мы оста-

новимся лишь на одной области исследований мейоза у ржи — изучении генетического контроля этого процесса.

1. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Изучение генетики мейоза интересно по нескольким причинам. Во-первых, использование цитологических показателей расширяет число признаков, включенных в генетический анализ при изучении частной генетики. Во-вторых, изучение наследования особенностей мейоза имеет практическое значение, так как мейоз является важным звеном репродуктивных процессов, с которыми связана фертильность и урожайность сельскохозяйственных культур. Кроме перечисленных аспектов изучение генетики мейоза важно в теоретическом плане, так как позволяет выяснить принципы регуляции мейоза, этого универсального процесса, эволюционно связанного с половым размножением организмов.

В настоящее время большая часть информации о генетическом контроле мейоза базируется на фрагментарных исследованиях. Структуру хромосом, их форму и поведение в мейозе рассматривают как часть фенотипа, т. е. как обычные признаки, которые могут варьировать и находиться под контролем фенотипа. Эта идея была впервые высказана в 30-х годах и тогда же были получены первые экспериментальные доказательства [Санетини, 1933; Darlington, 1932; Gowen, 1933].

Принято выделять первичную и вторичную изменчивость хромосом [Darlington, 1932]. Первичная связана с изменением отдельных генов и генных систем (полигенное варьирование), вторичная определяется изменением структуры хромосом (инверсии, транслокации, делеции и др.), и изменением их числа (полиплоидия, анеуплоидия), что, естественно, сказывается на их поведении. Таким образом, поведение хромосом есть результат взаимодействия конкретного генотипа, структуры хромосом и внешних факторов.

Генетический контроль мейоза можно изучать в различных системах: 1) при сравнении мутантных и немутантных форм; 2) в инбредных линиях у перекрестноопыляющихся видов; 3) в различных несбалансированных генотипах (у отдаленных гибридов, полиплоидов и анеуплоидов разного типа, кариотипов с добавочными хромосомами и др.).

Одним из продуктивных методов анализа генетической системы, контролирующей мейоз, является сравнительное изучение инбредных линий и популяций у аллогамно размножающихся организмов. Именно этот метод используется при анализе наследственных особенностей мейоза у ржи [Lamm, 1936; Кахидзе, 1939; Müntzing, Akdik, 1948; Rees, 1955a, б, 1957a, б; Rees, Thompson, 1955, 1956; Rees e. a., 1958; Соснихина, 1974a, б, в; Соснихина и др., 1980, и др.].

Популяции перекрестноопыляющихся растений представляют собой системы гетерозиготных генотипов. Инбридинг приводит к выщеплению отдельных гомозиготных генотипов, различающихся по морфологическим, физиологическим, биохимическим и цитологическим признакам. Расщепление в инбредных потомствах по характеристикам поведения хромосом дает возможность установить природу генетического контроля структуры и функции хромосом и их поведения при клеточном делении. Повторяемость отдельных аномалий в поколениях подтверждает их наследственный характер. Доказательством генетической природы наблюдаемой изменчивости является успешность отбора на усиление или ослабление в проявлении аномалии и наличие положительной корреляции родители-потомки. Однако конкретная генетическая основа какой-либо аномалии выявляется только при генетическом анализе.

Во многих работах показано, что инбредные линии ржи имеют сниженное число хиазм на бивалент в диакинезе и метафазе I и большое число нарушений в ходе мейоза по сравнению с популяциями [Lamm, 1936; Кахидзе, 1939; Müntzing, Akdik, 1948; Rees, 1955a; Sybenga, 1958; Соснихина, 1973, 1974a, б, в]. Авторы отмечают наличие унивалентов и увеличение доли открытых палочковидных бивалентов, затрудненное расхождение хромосом и наличие мостов с фрагментами и без фрагментов в анафазах. Причиной возникновения мостов в мейозе инбредных линий ржи могут быть разрывы и воссоединения сестринских хроматид или ошибки в хиазообразовании, так называемые *U*-типы обменов вместо *X*-типа при нормальном хиазообразовании (рис. 5) [Rees, Thompson, 1955; Jones, Rees, 1964; Jones, 1968, 1969]. Рис и Томпсон изучали инбредную линию ржи, характеризующуюся высокой частотой мостов и ацентрических фрагментов в мейоцитах. Повторяемость этих аномалий в ряду поколений указывает на их генетическую обусловленность, а гибридологический анализ заставляет предполагать полигенный контроль анализируемого признака. Авторы пришли к выводу, что аномалии являются результатом разрывов хромосом в пахитене с последующим слиянием сестринских хроматид. На основе измерения размеров фрагментов и анализа распределения хиазм в бивалентах удалось предположительно определить места локализации разрывов: у ржи они, как правило, располагаются дистально и проксимально и соответствуют районам локализации хиазм. Дальнейший детальный анализ мостов и фрагментов в мейозе у ржи [Jones, 1968, 1969, 1978] подтвердил интерпретацию Риса и Томпсона. Таким образом, мосты, выявляющиеся в анафазах мейоза у инбредных линий, рассматриваются в настоящее время как результат ошибок в хиазообразовании (*U*-обмены) и могут возникать в несбалансированных генотипах, образовавшихся в результате инбридинга или отдаленной гибридизации. Исходя

из этих результатов, следует с осторожностью интерпретировать факт наличия мостов в анафазах при мейотических делениях.

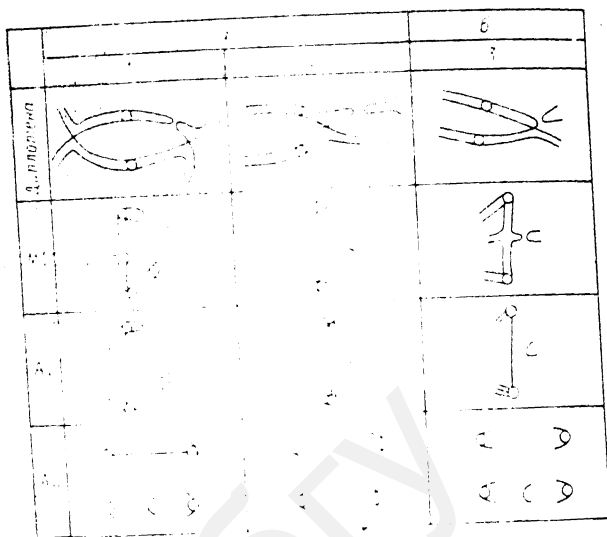


Рис. 5. Последствия разрывов хромосом и обменов в хиазмобразовании различных фазах мейоза (по Lewis, Thompson, 1955).

а — сестринские слияния: 1 — разрыв и слияние между центромером и хиазмой; 2 — разрывы и слияния дистальнее центромера; 3 — обмены; б — сестринские слияния: 4 — обмены и хиазмобразовании.

Известно, что мосты и фрагменты в мейозе являются так же результатом кроссинговера у гетерозигот по парацентрической инверсии. В связи с этим многие исследователи считали мосты и фрагменты диагностическим признаком, указывающим на присутствие инверсии. Таким же образом были интерпретированы и данные, полученные у ржи при изучении сортовых мутаций [Müntzing, Prakken, 1941] и при исследовании мейоза у инбредных линий [Lamm, 1936]. Очевидно, этот показатель не может однозначно свидетельствовать о наличии структурной гибридности, так как более ранние стадии мейоза были исследованы этими авторами. Только наличие петлевых разных фигур конъюгации в пахтене может считаться бесспорным доказательством наличия гетерозиготности по инверсии. Считают [Lewis, John, 1966], что появление мостов и фрагментов за счет разрывов и U-обменов доказывается следующими фактами: наличием в MI асимметричных бивалентов и фрагментов, варьированием размеров фрагментов, наличием колец в MII, несоответствием между числом мостов и фрагментов.

тов и отсутствием характерных картин петлеобразной конъюгации в пахитене.

В настоящее время большинством цитогенетиков признано, что хиазмы связаны с кроссинговером. Частота и локализация хиазм — признаки, характеризующие вид. Однако они могут изменяться в результате влияния генетических факторов, при изменении условий выращивания.

Число хиазм на бивалент является адаптивным признаком, связанным с биологией размножения, свойственной виду [Grant, 1958; Stebbins, 1958]. Как правило, низкое число хиазм коррелирует с перекрестным опылением, виды автофертильные характеризуются большей частотой хиазм по сравнению с автостерильными. С этих позиций были исследованы некоторые виды в роде *Secale* [Sun, Rees, 1964]. Изучение хиазмообразования у ряда видов ржи показало, что число хиазм в большей мере коррелирует с продолжительностью жизненного цикла (многолетность или однолетность), а не с типом опыления. Авторы заключают, что этот показатель, отражающий степень и скорость реализации генетической изменчивости, является результатом взаимодействия различных факторов, определяющих оптимальный уровень рекомбинации в популяции.

Данные о характере генетического контроля частоты хиазм у ржи получены на основе анализа мейоза у инбредных линий. Межлинейные различия по этому показателю интерпретируются как результат генетических различий между гомозиготными генотипами [Lamm, 1936; Mützing, Akdik, 1948; Rees, 1955a; Sybenga, 1958]. В работах Риса с соавторами генетическая регуляция числа хиазм исследована наиболее детально. Изученные линии отличаются друг от друга и по степени терминализации хиазм. Постепенное снижение частоты хиазм в ходе инбридинга указывает на то, что этот признак контролируется полигенно [Rees, 1955a]. Гибридологический анализ с использованием линий, различающихся по числу хиазм, подтвердил это предположение [Rees, Thompson, 1956; Rees, 1957a]. В F_1 наблюдается гетерозисный эффект, и анализ результатов диаллельных скрещиваний показал, что этот эффект базируется в основном на неаллельных взаимодействиях и сверхдоминировании. Среди растений F_2 наблюдается варьирование по среднему числу хиазм на бивалент, типичное для полигенно наследуемых признаков, а в F_3 и F_4 выщепляются растения как с более низким, так и с более высоким числом хиазм, чем у родительских линий. Это свидетельствует, по мнению авторов, о появлении рекомбинантных генотипов с новым выражением признака [Rees, 1957a].

Изучение изменчивости числа хиазм на уровне бивалента, клетки и растения в пределах линий и гибридов F_1 выявляет меньшую вариабельность этих показателей у гетерозиготных растений F_1 по сравнению с гомозиготными растениями линий.

Некоторые исследователи [Rees, Thompson, 1956] считают, что этот факт говорит о большей стабильности индивидуального развития гетерозиготных генотипов. В то же время линии одинакового уровня инбридинга отличаются по степени стабильности, т. е. неодинаковы в отношении нормы реакции по признаку хиазмообразования.

Анализ двух самоопыленных линий ржи, происходящих от гибрида *Secale cereale* var. *dighoricum* × *Secale cereale* var. *turkestanicum* [Jones, Ress, 1964], показал, что линии, одинаковые по средней частоте хиазм, имеют разное распределение хиазм в бивалентах: одна из линий характеризовалась тем, что в одних бивалентах обнаружено высокое число хиазм, в других — низкое или хромосомы находились в унивалентном состоянии, в то время как общее число хиазм на клетку остается высоким. Авторы обнаружили случайный характер распределения хиазм по длине бивалента в одной из линий, для другой же с идентичной частотой хиазм распределение их отличалось от случайного, как это характерно для ржи в норме, когда выявляется, как правило, четко локальное положение хиазм в бивалентах. Джонс [Jones, 1967] предполагает, что в хромосомах имеется большое число потенциальных сайтов, в которых могут возникать хиазмы, и распределены они равномерно по длине хромосомы, однако контроль со стороны генотипа ограничивает эти возможности и потому у нормальных форм ржи распределение не случайно и, следовательно, в некоторых сайтах вероятность образования хиазм повышена. По мнению Джонса, можно выделить две системы генетического контроля хиазмообразования у ржи. Первая система связана с возможностью образования хиазм вообще, т. е. с осуществлением кроссинговера, вторая определяет распределение хиазм в бивалентах.

Нарушения в первой системе ведут к частичной или полной потере способности к образованию хиазм, например мутации типа асинопсиса или десинописиса, обнаруженные у ржи [Prakken, 1943]. Автор при анализе I_1 из сорта ржи *Stalrög* выделил растение с десинописисом в мейозе, потомство которого было исследовано цитологически и генетически. Показано, что эта аномалия зависит от действия одного рецессивного гена. Конъюгация хромосом у аномальных растений в пахитене и диплотене была полная. Далее наблюдалась быстрая терминализация хиазм, и хромосомы многих пар переходили в унивалентное состояние в диакинезе и МI. Помимо предложенного автором объяснения можно предположить, что, несмотря на полную конъюгацию в пахитене, кроссинговер не осуществлялся и истинных хиазм не возникало, вследствие этого пары хромосом быстро распадаются и гомологи в диакинезе и метафазе находятся в унивалентном состоянии. Первое из объяснений, данное автором работы, является наиболее общепри-

иятым, хотя и необязательно справедливым. Разная степень проявления десинапсиса (слабый, сильный, средний — [по: Праккер, 1943] указывает на то, что десинапсис зависит от действия генов, модифицирующих эффект основного гена, легко устанавливаемого в генетическом анализе. У гороха при изучении мутантов, различавшихся по степени проявления десинапсиса, было показано, что степень его проявления сохранялась в поколениях [Gottschalk, 1968].

Снижение числа хиазм, наблюдаемое в инбредных линиях ржи, можно также рассматривать как своеобразный десинапсис. В связи с этими исследованиями возникает вопрос о том, является ли терминальная локализация хиазм в диакинезе и МІ у многих видов результатом их терминализации или это истинные места образования хиазм. Большинство цитогенетиков вслед за Дарлингтоном [Darlington, 1932] считают терминальное положение хиазм в биваленте следствием процесса сползания их к концам хромосом. У ржи хиазмы в МІ в основном располагаются терминально. Исследование распределения гетерохроматиновых районов в хромосомах у ржи (см. п. 3) также показало их терминальное расположение. Вместе с тем общепринято, что хиазмы образуются в эухроматиновых участках хромосом [John, 1976]. Следовательно, можно предположить, что детерминированное генетически и специфическое для ржи расположение хиазм является результатом их терминализации. Этот вывод сделан на основе логических рассуждений и требует экспериментальной проверки, так как существование явления терминализации хиазм базируется лишь на сравнении числа хиазм на ранних и поздних стадиях мейоза [John, 1976].

Экспериментальные исследования в этом направлении у ржи были осуществлены Джонсом [Jones, 1978]. Для выявления истинных районов образования хиазм автор использовал линию ржи, характеризующуюся высокой частотой U -обменов, выявляющихся в виде мостов и фрагментов в анафазах и являющихся результатом ошибок в хиазообразовании. Как правило, такие разрывы или обмены обнаруживают тесную корреляцию с распределением хиазм [Jones, 1969]. Применение метода дифференциального окрашивания по Гимза мейотических хромосом позволило выявить места локализации U -обменов, а следовательно, и хиазм на основе распределения гетерохроматиновых секторов у мостов и фрагментов на стадии анафазы І (рис. 6). Результаты показывают, что обмены (U , X) происходят в областях, непосредственно прилегающих к гетерохроматиновым районам. Автор считает, что у ржи хиазмы образуются субтерминально, а терминальное их положение — это псевдо терминализация, являющаяся результатом сжатия и спирализации бивалентов в МІ. Эти результаты еще раз подтверждают предположение об отсутствии обменов в гетерохроматино-

вых районах хромосом. Важно отметить, что все описанные закономерности хиазмообразования базируются на анализе материнских клеток пыльцы как наиболее доступных для цитологического исследования.

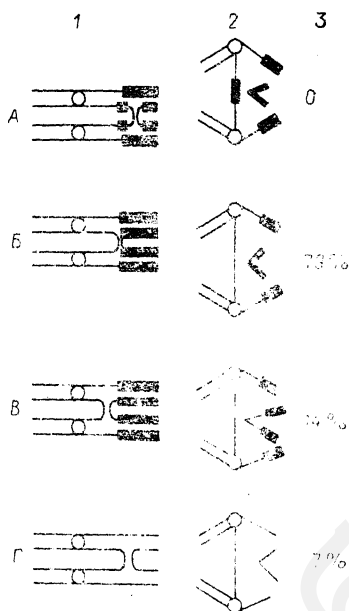


Рис. 6. Возникновение различных типов мостов и фрагментов и распределение в них гетерохроматических участков в зависимости от места *U*-обмена и структуры хромосомы (по: Jones, 1978).

1 — место разрыва и слияния в биваленте с теломерным гетерохроматизмом (А—В) и без него (Г); 2 — анафаза I — типы мостов и фрагментов; 3 — частота клеток с различными типами мостов и фрагментов.

Итак, рожь является одним из наиболее исследованных объектов в отношении генетической детерминации хиазмообразования. Эти исследования играют важную роль в понимании механизмов рекомбинации, а также факторов, влияющих на реализацию генетической изменчивости в популяциях, и позволяют оценить адаптивное значение частоты хиазм как признака, подверженного действию естественного отбора. Помимо изучения генетического контроля хиазмообразования, исследователям удалось выявить и определить наследственный характер еще нескольких нарушений в поведении мейотических хромосом у ржи.

При изучении инбредной ржи [Kattermann, 1939; Müntzing, 1942; обе работы цит. по: Östergren, Prakken, 1946], на

В связи с этим особый интерес представляют данные о числе хиазм в мегаспороцитах у инбредных линий ржи [Davis, Jones, 1974]. Составляя число хиазм в метафазе I микро- и мегаспороцитов с помощью дисперсионного анализа, авторы показали, что различия между ними недостоверны. Достоверными были только различия между линиями. Установлена высокая положительная корреляция между мужскими и женскими мейотитами по числу хиазм. Эти результаты показывают, что контроль мейоза осуществляется в мужских женских клетках одними теми же генами, что, по мнению авторов, является несколько необычным, если учитывать данные, известные для других объектов. Таким образом, результаты, полученные при исследовании хиазмообразования в микроспороцитах, вероятно, можно распространить и на процессы, происходящие в мегаспороцитах.

блюдалось возникновение неоцентрической активности в теломерных районах некоторых пар хромосом, так называемые T-ends. В большинстве случаев такая центромерная активность возникала в коротких плечах хромосом, приводя к натяжению и ориентации концов к полюсам. Эта особенность в поведении хромосом варьирует от растения к растению и от клетки к клетке [Östergren, Prakken, 1946]. В некоторых случаях до 6 пар хромосом из 7 обнаруживали неоцентромерную активность. Генетическая детерминация этого свойства, выявленного Риссом [Rees, 1955a] у других линий, была исследована Хайвардом [Hayward, 1962]. Автор обнаружил полигенный характер наследования этой аномалии.

В некоторых линиях ржи наблюдались мейозиты [Rees, 1957a] с дополнительными хромосомами или фрагментами. Частота таких клеток в пыльнике достигала лишь одного процента, однако эта особенность сохранялась в последовательных поколениях двух сублиний. Автор рассматривает такие аномалии как результат нарушений премейотических митозов. Скрещивание двух гибридных линий ржи, различавшихся по двум признакам: по частоте хиазм и по наличию премейотических нарушений, показало, что обе аномалии наследуются независимо. Анализ F_2 и последующих поколений позволил выявить рекомбинантов по генам, контролирующим частоту хиазм и генам, вызывающим премейотические нарушения [Rees, 1957a]. Отмечено, что в F_2 , F_3 , F_4 с увеличением гомозиготности частота хиазм снижается, а частота премейотических ошибок растет. Характер проявления премейотических ошибок в гибридных поколениях говорит о полигенном контроле этого признака. Присутствие премейотических нарушений в гибридных линиях ржи отмечали также Мюнтнинг и Акдик [Müntzing, Akdik, 1944].

Большая часть работ по исследованию мейоза у гибридных линий ржи проведена на линиях довольно высокого поколения гибридинга [Lamm, 1936; Кахидзе, 1939; Rees, 1955a; Соснихина, 1974 а, б, в]. Вероятно, это обстоятельство послужило причиной того, что почти не было обнаружено мейотических нарушений, зависящих от мутаций единичных генов.

Таким образом, из всех описанных аномалий мейоза у ржи лишь десинапсис, обнаруженный у растений I_1 [Prakken, 1943], наследовался моногенно. Анализ литературы, касающейся генетического контроля мейоза [Gottschalk, 1968; Голубовская, 1975; Baker e. a. 1976; John, 1976, Golubovskaya, 1979], универсальность процесса мейоза, как и универсальность закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова (идея параллелизма), позволяют полагать, что у ржи можно выявить мутанты с нарушениями всех ключевых событий мейоза. Это способствовало бы созданию генетических моделей для изучения основ биохимической регуляции мейоза.

Из всех методов выявления различных наследственных вариантов в поведении хромосом у ржи наиболее эффективным, с нашей точки зрения, является инбридинг, позволяющий анализировать генетическую структуру популяций и выявлять в инбредных потомствах формы с наследственно контролируемыми аномалиями мейоза. Особенно перспективным в выделении наследственных аномалий мейоза у ржи является изучение первых инбредных поколений.

2. РЕЗУЛЬТАТЫ СОБСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Мы изучили мейоз у 25 инбредных линий ржи разного происхождения и разных поколений инбридинга, а также у некоторых популяций из генетической коллекции лаборатории. Анализ показал, что все исследованные линии обнаруживают большую частоту аномалий мейоза в сравнении с исходными популяциями. Однако, как правило, спектр аномалий, регистрируемых в мейозе, был одинаковым как в линиях, так и в популяциях. Эти аномалии названы неспецифическими. К их числу отнесены псевдоуниваленты в метафазе I, мосты и фрагменты, отстающие хромосомы и отдельные фрагменты в анафазах, микродря и нарушения цитокинеза на стадии тетрад. Сюда же отнесено и характерное для всех инбредных линий снижение числа хиазм на бивалент, регистрируемое в диакинезе. К неспецифическим нарушениям можно отнести и нарушения синхронности делений мейоцитов в пыльниках, так как синхронность делений мейоцитов является существенной чертой мейоза.

Вторую группу составили специфические нарушения, характеризующие мейоз отдельных линий и отсутствующие в популяциях.

Неспецифические наследственные нарушения мейоза у инбредных линий и популяций

Исследованные линии ржи не только характеризовались сниженным числом хиазм по сравнению с исходными популяциями, но и различались между собой по этому признаку [Соснихина, 1974а, б]. В табл. 9 представлены средние значения числа хиазм на бивалент у некоторых исследованных форм. Очевидно, что во всех случаях число хиазм у линий достоверно ниже в сравнении с исходными популяциями и только в одном случае различия не достоверны.

Интересные результаты удалось получить при изучении изменчивости числа хиазм на разных уровнях ее оценки. Изменчивость между линиями (либо популяциями), растениями и клетками была оценена с помощью дисперсионного анализа по иерархической схеме с тремя факторами. Из табл. 10 видно,

Таблица 9. Средние значения по числу хиазм на бивалент на растение для линий и соответствующих популяций ржи

Название образца	№ делянки	Поколение инбридинга	Число растений	Средние для числа хиазм $\bar{x} \pm m_x$	Коэффициент варьирования
191-1	443	I ₄₀	13	2,01 ± 0,03	5,40
191-5	453	I ₄₀	8	1,93 ± 0,02	3,50
Сталь	429	—	14	2,25 ± 0,04	7,16
ББВ ₁ 313/4	394	I ₅	7	2,00 ± 0,02	3,13
ББВ ₁ 313/2	395	I ₅	8	2,07 ± 0,06	7,64
Белозерная без воскового налета	391, 103	—	12	2,13 ± 0,05	8,20
Б ₂	383	I ₇	12	1,97 ± 0,05	8,40
Белозерная	372, 390	—	15	2,32 ± 0,04	6,60

Таблица 10. Результаты дисперсионного анализа числа хиазм у инбредных линий и популяций диплоидной ржи

Источник варьирования	Сумма квадратов SS	Степени свободы df	Средний квадрат ms	$F_{\text{факт.}}$	$F_{\text{табл.}}$	
					$P < 0,05$	$P = 0,01$

Инбредные линии

Общее	119,25	2449	0,1712	—	—	—
Фактор А линии	15,69	4	0,4200	23,26	2,69	4,02
Фактор В растения	8,27	30	0,2760	2,38	1,46	1,70
Фактор С клетки	36,57	315	0,1161	0,70	1,00	1,00
Случайные отклонения	348,72	2100	0,1660	—	—	—

Популяции

Общее	380,76	1469	0,2592	—	—	—
Фактор А популяции	37,60	2	18,8000	31,40	3,55	6,01
Фактор В растения	10,76	18	0,5978	1,12	1,57	1,88
Фактор С клетки	101,10	189	0,5349	2,91	1,00	1,00
Случайные отклонения	231,30	1260	0,1836	—	—	—

что влияние генотипических различий между линиями (фактор А) высоко достоверно. Достоверной оказывается также разница между растениями в пределах линий (фактор В), что является, по нашему мнению, показателем нестабильности в индивидуальном развитии, а не отражает гетерогенности растений в линиях. Однако различия в пределах растения между клетками не достоверны (фактор С). Исследованные популя-

ции также достоверно различались между собой по числу хиазм, однако, в отличие от линий, различия между растениями внутри популяций не были достоверны. И самым интересным оказывается тот факт, что для популяций различия достоверны на уровне клеток в пределах растений. Это позволяет сделать вывод о том, что регуляция частоты хиазм происходит на уровне клетки и бивалента. Данный вывод подтверждается и наличием негативной корреляции числа хиазм между бивалентами в пределах клетки, что впервые было показано для ржи Мазером и Ламмом [Mather, Lamm, 1935], на это указывают данные Джонса и Риса [Jones, Rees, 1964; Jones, 1967] о том, что общая частота хиазм на клетку не зависит от распределения хиазм по бивалентам.

Таким образом, полагая, что гетерозиготные растения популяции более гомеостатичны, т. е. более стабильны в индивидуальном развитии, чем линии, мы ожидаем и меньшую изменчивость по ряду признаков у таких растений [Lerner, 1954]. Именно это и обнаруживается при оценке изменчивости числа хиазм на уровне растений, однако на уровне клеток ситуация возникает обратная: изменчивость в популяциях на этом уровне по числу хиазм выше. Следовательно, гомеостаз не обязательно ведет к снижению изменчивости на всех уровнях организации. Именно флуктуации на уровне бивалента обеспечивают стабильность на уровне растения. Эти результаты несколько отличаются от тех, что получены Рисом с соавторами [Rees, 1957a; Rees, Thompson, 1956] при изучении изменчивости числа хиазм у линий и межлинейных гибридов. По данным авторов, изменчивость по числу хиазм между растениями, клетками и бивалентами была ниже у гетерозиготных растений F_2 , чем у линий. Это расценивалось как проявление большей стабильности в развитии гетерозиготных генотипов. Раз-

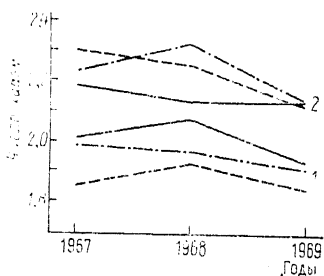


Рис. 7. Изменения среднего числа хиазм на бивалент в линиях и популяциях в разные годы.

1 — линии; 2 — популяции. Линии и соответствующие популяции обозначены одинаково.

личия в результатах, видимо, объясняются разным материалом, в котором оценивалось влияние гетерозиготности на изменчивость признака (популяции и гибриды F_2). Наша оценка, вероятно, ближе к природной ситуации, так как регуляция частоты хиазм в популяциях является результатом действия отбора.

Нами число хиазм на бивалент в некоторых линиях оценивалось в ряду поколений инбридинга и показано, что каждая линия и популяция сохраняют характерный для них уровень (рис. 7). Абсолютное

значение числа хиазм во всех образцах изменялось, что можно отнести за счет влияния условий выращивания в отдельные годы, тем более что характер варьирования по годам во многих образцах был одинаков (например, повышение в 1968 г.). Различия по числу хиазм между линиями указывают на наследственный характер данного признака. Этот вывод подтвердился при гибридологическом анализе. Исследование числа хиазм у межлинейных гибридов одиннадцати комбинаций скрещиваний и сравнение с родительскими линиями (рис. 8) показало, что за редким исключением (ком-

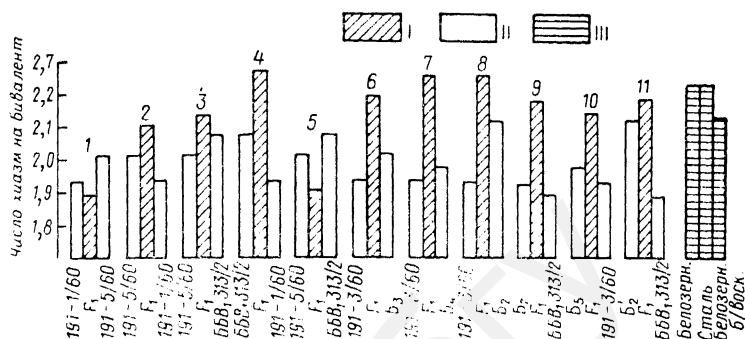


Рис. 8. Число хиазм в родительских линиях и гибридах F_1 в одиннадцати скрещиваниях.

I — число хиазм у гибридов F_1 ; II — число хиазм у линий; III — число хиазм в популяциях.

бинации 1, 5) число хиазм у гибридов F_1 повышается по сравнению с линиями и достигает популяционного уровня [Соснихина, 1974б]. Полученный результат совпадает с данными Риса и Томпсона [Rees, Thompson, 1956; Rees, 1955б], которые показали наличие гетерозиса по этому признаку. Комбинация 7 была более детально проанализирована в F_2 (рис. 9). По числу хиазм родительские линии не различаются, однако обе они достоверно отличаются по этому показателю от гибрида F_1 . Таким образом, в F_1 по числу хиазм на биваленты наблюдали эффект взаимодействия генов. Следовательно, в родительских линиях одинаковый уровень числа хиазм обеспечивается разными генами. Это вероятно еще и потому, что анализируемые линии происходят от разных сортов.

Во втором поколении гибрида наблюдается увеличение изменчивости: появляются новые классы по числу хиазм, которые не наблюдались у родительских линий. Характер распределения растений по числу хиазм в F_2 подтверждает полигенную основу наследования этого признака [Rees, 1955а, б; Rees, Thompson, 1956, 1957; Соснихина, 1973].

Обращаясь к анализу неспецифических аномалий, которые выявляются на других стадиях мейоза, мы отмечаем, что линии характеризовались одинаковым спектром этих аномалий, но различались между собой количественно. Кроме того, все гибридные линии имели большее число нарушений в мейозе, чем исходные популяции [Соснихина, 1974а]. Каждая линия (рис. 10) характеризуется определенным уровнем частоты аномалий

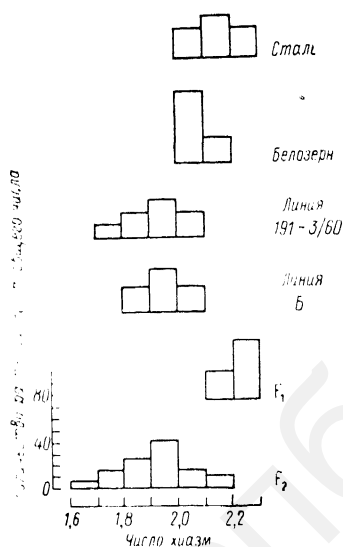


Рис. 9. Распределение растений в зависимости от числа хиазм в популяциях, линиях, межлинейных гибридах F_1 и F_2 .

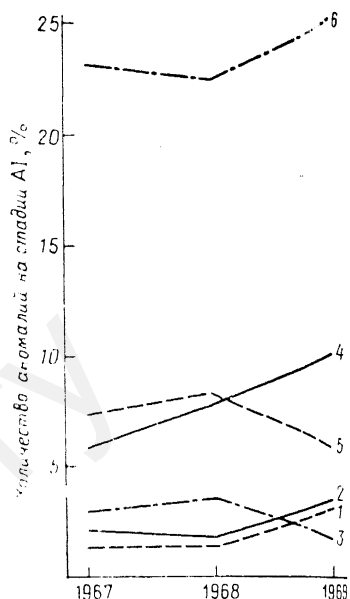


Рис. 10. Средняя частота аномалий на стадии AI по годам у линий и популяций.

1, 2, 3 — частота аномалий в популяциях; 4, 5, 6 — частота аномалий в линиях. Линии и соответствующие популяции обозначены одинаково.

в мейозе в ряду нескольких поколений инбридинга. Основой этого, по-видимому, являются генетические различия между линиями. Повторяемость частоты аномалий в каждой линии в разные годы показывает, что норма реакции изучаемого признака оказывается наследственной. Популяции в этом отношении более стабильны. Об этом же свидетельствуют эксперименты, проведенные в теплице [Миркова, Соснихина, 1980], где в условиях повышенной температуры и влажности частота аномалий в мейозе у линий БВВ₁ (Белозерная без воскового налета) возрастала в гораздо большей степени, чем у исходной популяции.

Генетический контроль неспецифических нарушений на ста-

днях анафаз и тетрад подтвержден данными гибридологического анализа [Соснихина, 1974б]. У гибридов F_1 тех же комбинаций скрещивания, в которых анализировали и число хиазм, частота аномалий в анафазах снижалась до популяционного уровня (рис. 11). В F_2

увеличивается размах изменчивости по анализируемым признакам, появляются растения с большей и меньшей частотой нарушений по сравнению с родительскими линиями. Характер распределения растений по частоте аномалий на всех трех стадиях позволяет выделить в F_2 две группы: 1) растения, выявляющие более 10% аномалий, 2) растения, выявляющие до 10% аномалий.

Соотношение растений в этих двух группах оказывается при учете аномалий на стадиях AI 23:11, на стадиях AII 27:11, на стадиях тетрад 27:5, что во всех случаях не отличается от соотношения, которое должно выполняться при расщеплении 3:1. Мы далеки от того, чтобы утверждать, что различия между линиями по этим показателям моногенны. Для такого вывода настоящего материала недостаточно. Полученные результаты позволяют лишь предполагать, что исследованные линии различаются по небольшому числу генов, с действием которых связано появление аномалий в мейозе, и, вероятно, эти аномалии и число хиазм контролируются независимыми генными системами.

Не должен вызывать удивления тот факт, что такие разнообразные нарушения на стадиях анафаз и тетрад контролируются небольшим числом генов. Подобные аномалии могут быть следствием нарушения морфогенеза генеративных органов, нарушения развития тапетума и синхронности развития мейоцитов [Rees, 1962; Романов, 1970], а также могут быть связаны с нарушением точности осуществления метаболических процессов, подготавливающих мейоз [Bennett, 1971]. Инбредные линии, как правило, проявляют депрессию по жизнеспособности, аномалии по морфологическим и, как мы видим, цитологическим признакам и отличаются меньшей стабильностью в развитии.

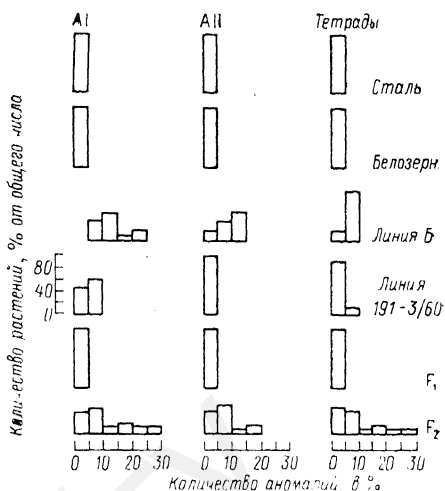


Рис. 11. Распределение растений в зависимости от частоты аномалий на стадиях AI, AII и тетрад в популяциях, линиях и межлинейных гибридах F_1 и F_2 .

Наряду с этой гипотезой о причине возникновения неспецифических аномалий в мейозе у инбредных линий могут быть рассмотрены и другие. Возникло, например, предположение о том, что такие аномалии в мейозе у инбредных линий могут быть связаны с особенностями кариотипов линий в отношении количества и распределения гетерохроматина. Проверка этого предположения осуществлена в нашей лаборатории И. А. Тихоновичем с соавторами [1984а]. Был исследован мейоз у двух инбредных линий, у которых ранее были выявлены «маркерные», надежно идентифицируемые хромосомы [Тихонович, Фадеева, 1976]. Использование методики дифференциального окрашивания по Гимза позволяло идентифицировать эти маркерные хромосомы на разных стадиях мейоза.

В линии Ст(191-3)₁ надежно выявляется хромосома 1 (4R/7R), поскольку она имеет особенно большой блок гетерохроматина на одном из плеч.

Результаты анализа поведения хромосомы 1 в мейозе у этой линии представлены в табл. 11. Частота клеток с унивалентами

Таблица 11 Поведение хромосомы 1 на стадии МI в линии Ст(191-3)
(дифференциальная окраска)

№ растения	Число клеток с одной парой унивалентов		χ^2 при предположении 1:6	Число клеток с раскрытым бивалентом хромосомы 1		χ^2 при предположении 1:1
	образованных хромосомой 1	образованных другими хромосомами		с конца, несущего крупный блок	с другого конца	
459.2	14	22	19,88	55	52	0,08
459.3	25	42	26,45	28	33	0,40
459.4	42	68	51,39	87	75	0,88
459.5	63	113	67,32	30	41	1,70
459.6	132	152	236,06	177	142	3,84
459.8	51	56	100,49	49	43	0,27
Всего . . .	327	453	499,17	426	386	1,87

по этой хромосоме примерно в 3 раза выше, чем теоретически ожидаемая при условии, что данная хромосома равновероятно с остальными участвует в данной аномалии. Такое поведение хромосомы 1 может объясняться или наличием у нее увеличенного блока гетерохроматина, или какими-то иными ее особенностями. Поскольку изучить поведение хромосомы 1 с нормальным блоком гетерохроматина не представляется возможным из-за трудности ее идентификации, а также из-за того, что такое исследование пришлось бы проводить на другой линии, с иным генотипом, проанализировали частоту «раскрытия» бивалента хромосомы 1 с того или иного плеча в метафазе I. Результаты показывают, что хромосома 1 с одинаковой частотой

раскрывается с обоих концов (табл. 11). Таким образом, количество гетерохроматина не влияет на раскрытие бивалента, и, следовательно, нет оснований приписывать большому количеству гетерохроматина у хромосомы 1 дестабилизирующую функцию.

Вторая исследованная линия (B_2) отличается наличием «маркерной» хромосомы 5 ($7R/4R$), которая почти лишена гетерохроматина на концах обоих плеч [Тихонович, 1975а, б]. Эта линия характеризуется весьма высокой частотой различных аномалий мейоза [Соснихина, 1974а].

Анализ участия хромосомы 5 ($7R/4R$) в наследственных аномалиях мейоза у данной линии показывает, что она значительно реже встречается в унивалентном состоянии, чем это можно было ожидать на основе равновероятности с остальными хромосомами [Тихонович и др., 1984а]. Таким образом, большая частота клеток с унивалентами в MI , характерная для линии B_2 , не связана с утерей гетерохроматина хромосомой 5 (табл. 12).

Таблица 12. Поведение хромосомы 5 на стадиях MI , AI , AP в линии B_2

Стадия	Картина поведения хромосом	Число клеток	Теоретически ожидаемые частоты при 1:6	χ^2 при предположении 1:6
MI	Пару унивалентов образует хромосома 5	28	62	21,38
	Пару унивалентов образуют другие хромосомы	403	369	
AI	Отстает хромосома 5	18	26	5,81
	Отстают другие хромосомы	161	153	
AP	Отстает хромосома 5	46	68	8,31
	Отстают другие хромосомы	428	406	

Одной из особенностей линии B_2 является высокое, по сравнению с другими линиями, количество клеток на стадиях анафаз с отставшими хромосомами. Из данных табл. 12 очевидно, что хромосома 5 отстает значительно реже других хромосом и, следовательно, повышенное количество аномалий анализируемой линии не связано с потерей гетерохроматина и с поведением хромосомы 5.

Изложенные данные свидетельствуют о различном вкладе отдельных хромосом в общую частоту аномалий мейоза у инбредных линий. Роль гетерохроматина в определении аномального поведения хромосом неясна. Показано [Schlegel, Fridrich, 1975], что в мейозе у ржи частота унивалентов и открытых бивалентов у гетерохроматин-бедных и гетерохроматин-богатых хромосом не различается. В то же время в ряде работ показаны различия в поведении ржаных хромосом в мейозе у тритикале

в зависимости от количества в них теломерного гетерохроматина [Степочкин, 1975; Merker, 1976; Шкутина, 1977]. Предполагается наличие связи между размерами гетерохроматинового блока и степенью влияния на мейотическую конъюгацию.

Кроме того, показано [Thomas, Kaltsikes, 1976], что в геноме тритикале ржаные телоцентрики, несущие крупные теломерные блоки гетерохроматина, реже конъюгируют и имеют проксимальное расположение хиазм, тогда как пшеничные телоцентрики и телоцентрики ржи без гетерохроматина характеризуются высокой частотой спаривания и терминальными хиазмами. Авторы предполагают, что теломерный гетерохроматин на хромосомах ржи препятствует образованию терминальных хиазм, что может вести к десинапсу и образованию псевдоунивалентов в МI. Такое объяснение плохо увязывается с тем, что в инбредных линиях хиазмы образуются у ржи в районах, непосредственно прилегающих к теломерным гетерохроматиновым сегментам [Jones, 1978].

Очевидно, в данном случае использовались разные системы, и вопрос о влиянии гетерохроматина на поведение хромосом при клеточных делениях требует дальнейшего исследования.

Мы попытались далее исследовать вопрос о том, какое влияние на поведение хромосом в мейозе оказывает варьирование размеров гетерохроматиновых районов [Тихонович и др., 1984б]. Был изучен мейоз у линий, различающихся по размерам и распределению гетерохроматиновых участков на спутничной хромосоме. У линии Ст-196 спутничная хромосома имела увеличенный блок гетерохроматина на длинном плече и почти не имела в районах вторичной перетяжки и теломера короткого плеча (рис. 12). У линии Ст-190 на теломере длинного плеча спутничной хромосомы было нормальное количество гетерохроматина, зато наблюдался увеличенный блок в районе вторичной перетяжки и уменьшенный на теломере короткого плеча. Межлиней-

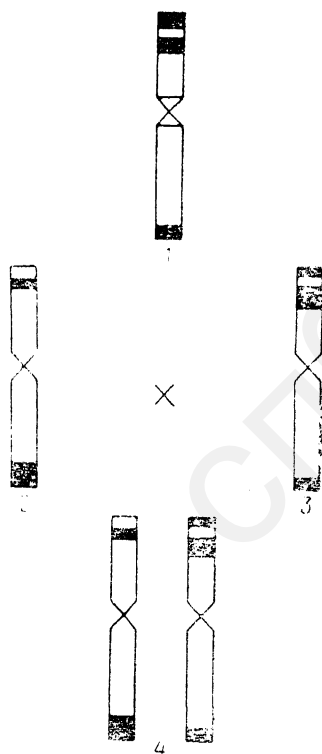


Рис. 12. Схема распределения гетерохроматина у спутничной хромосомы двух линий и межлинейного гибрида F_1 .

1 — спутничная хромосома растительной популяции, принятая за нормальную, как наиболее часто встречающийся тип; 2 — линия Ст-196; 3 — линия Ст-190; 4 — гибрид F_1 .

ный гибрид F_1 характеризовался присутствием спутничных хромосом обеих родительских форм, т. е. рисунок окраски каждой хромосомы сохранялся.

Число хиазм на бивалент спутничной хромосомы у обеих линий не различается и находится на уровне среднего значения для всех бивалентов этих линий (табл. 13). У гибрида число

Таблица 13. Число хиазм на бивалент у линий и межлинейного гибрида

Образец	Число клеток	Число хиазм	
		на спутничном биваленте	в среднем на бивалент
Линия Ст-196	27	$2,04 \pm 0,07$	$2,10 \pm 0,04$
Линия Ст-190	34	$2,00 \pm 0,07$	$1,99 \pm 0,04$
Ст-196 \times Ст-190	30	$2,10 \pm 0,12$	$2,34 \pm 0,03$

хиазм в спутничной хромосоме несколько ниже в сравнении со средним числом хиазм, рассчитанным на бивалент. Это может быть связано с различной частотой образования хиазм в бивалентах и может отражать различия в терминализации хиазм. В связи с этим был проведен анализ распределения хиазм по длине бивалентов. Оказалось, что на стадии диакинеза чаще всего хиазмы выявляются в теломерных районах, меньше всего их в центромерной области и промежуточное количество — в интеркалярных участках (в 3—5 раз меньше, чем теломерных). Такие соотношения характерны как для линий, так и для гибрида (рис. 13, а).

Распределение хиазм по длине спутничного бивалента оказалось различным для линий. У линии Ст-190 примерно равное количество теломерных и интеркалярных хиазм, тогда как у линии Ст-196 теломерных хиазм в 2 раза больше, чем интеркалярных (рис. 13, б).

Напомним, что эти линии характеризовались и разным распределением гетерохроматина на спутничной хромосоме (см. рис. 12). У гибрида характер распределения хиазм в спутничном биваленте такой же, как у линии Ст-196, и соответствует общему характеру распределения хиазм в бивалентах. Можно предположить, что у спутничного бивалента гибрида происходит задержка терминализации и накопление интеркалярных хиазм. В связи с этим предположением мы анализировали соотношение теломерных хиазм, наблюдаемых на разных концах бивалента — прикрепленном к ядрышку и противоположном. Учитывали и число интеркалярных хиазм в разных плечах. У линии Ст-196 на обоих плечах спутничного бивалента наблюдается почти равное число теломерных и интеркалярных хиазм. У линии Ст-190 теломерные хиазмы на коротком плече (у ядрышка) наблюдались примерно 1,5 раза реже, чем на длинном

плече, для интеркалярных хиазм обнаружено обратное соотношение (рис. 14, а, б).

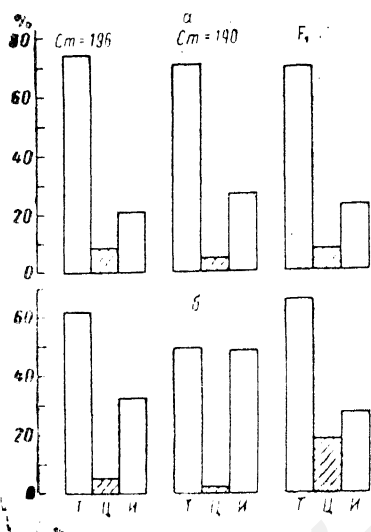


Рис. 13. Распределение хиазм по длине бивалентов у двух линий и межлинейного гибрида.

Количество теломерных (т), центромерных (ц) и интеркалярных (и) хиазм в среднем на бивалент (а) и на спутничном бивалент (б).

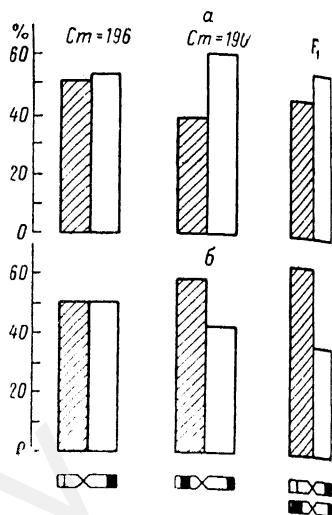


Рис. 14. Распределение хиазм в спутничном биваленте у гибридных линий и межлинейного гибрида F₁:

а — количество теломерных хиазм в разных плечах спутничного бивалента, б — количество интеркалярных хиазм в разных плечах спутничного бивалента.

Это свидетельствует о том, что у бивалента спутничной хромосомы линии Ст-190 либо раньше терминализируются хиазмы длинного плеча, либо оказывается различной частота образования хиазм: в теломерном районе длинного плеча выше, чем в коротком плече, несущем увеличенный блок гетерохроматина в районе ядрышкового организатора. Последнее предположение основано на результатах ряда исследователей [Miclos, Nankivell, 1976; Thomas, Kaltsikes, 1976], показавших, что хиазмы образуются вдали от гетерохроматиновых сегментов. У гибрида F₁ наблюдается та же закономерность, что и у линии Ст-190, а накопление интеркалярных хиазм на коротком плече спутничного бивалента выражено более четко (рис. 14, а, б).

Таким образом, наши данные свидетельствуют о влиянии гетерохроматина на распределение хиазм в биваленте. Если это не определяется терминализацией, то различная частота хиазм в разных участках хромосом может отражать различную частоту кроссинговера [Miclos, Nankivell, 1976]. Следовательно, гетерохроматин может влиять и на спектр комбинативной изменчивости в популяциях.

Вместе с тем наши данные показывают, что как увеличение, так и уменьшение количества гетерохроматина в различных районах хромосом не влияет существенно на их поведение в мейозе. Аномальное поведение хромосомы 1 в линии Ст(191-3)₁, вероятно, зависит от генотипа, а не связано с изменением количества гетерохроматина. Применение дифференциального окрашивания хромосом для изучения мейотических аномалий позволяет использовать гетерохроматин в качестве цитологического маркера в анализе поведения отдельных хромосом. Следовательно, наш первоначальный вывод о генной детерминации неспецифических нарушений в мейозе остается справедливым.

Специфические аномалии мейоза (микроспорогенеза) и развития пыльцевых зерен

Специфическими мы называли аномалии, которые характеризовали мейоз только у отдельных линий (генотипов) и проявлялись на фоне неспецифических нарушений, всегда присутствующих в мейозе гибридных линий. Для изучения генетической детерминации мейоза и процессов, лежащих в его основе, группа специфических аномалий должна, с нашей точки зрения, представлять наибольший интерес, поскольку они, как правило, проявляются лишь на отдельных этапах мейоза. Изучение таких мутантов со специфическими нарушениями мейоза может оказаться существенным для понимания основ регуляции и осуществления мейоза. Перечислим некоторые из описанных нами специфических нарушений мейоза.

Отдельные растения одной из линий характеризовались нарушением функции веретена. Аномалия выражалась либо в отсутствии расхождения хромосом к полюсам, либо в многополюсном делении. На стадии телофазы II и тетрад с большой частотой выявлялись монады с диплоидным числом хромосом, причем морфология хромосом изменялась соответственно стадии мейоза, например на стадии MII морфология хромосом в неразделившихся клетках соответствовала типичной морфологии хромосом на этой стадии в нормальных клетках. Кроме того, часть мейоцитов в пыльнике была полиплоидной (рис. 15), что, вероятно, говорит о нарушениях еще в премейотических митозах. Размеры таких клеток были нормальными. Фертильность растений резко снижена.

В линии Б₂ выщеплялись растения с аномалией, которая проявлялась в образовании гигантских полиплоидных клеток с фрагментированными хромосомами. Частота полиплоидных клеток достигала 26%. В пределах пыльников наблюдалась асинхронность делений: гигантские клетки отставали по фазам деления. В AI наблюдали одно веретено деления, лишь изредка (0,95%) мейоциты с полиплоидным числом хромосом обнару-

живали трехполюсное расхождение хромосом. Такие гигантские клетки в литературе часто называют ценоцитами. Причинами их возникновения могут быть нарушения премейотических де-

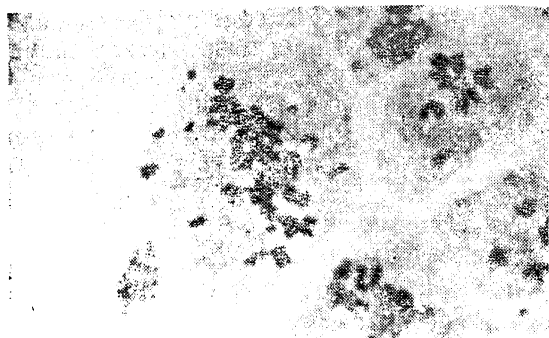


Рис. 15. Мейоз у ржи. Появление полиплоидной клетки в результате нарушения веретена деления.

лений [Rees, 1955a], цитомиксис [Ригер, Михаэлис, 1967], влияние мейоцитов в ранней профазе. Они встречаются у гаплоидов, инбредных линий [Lamm, 1936; Rees, 1955a] и отдаленных гибридов [Романов, Орлова, 1971]. Очевидно, в линии Б. полиплоидные клетки возникли скорее за счет нарушений в премейотических делениях, так как картины, характерных для цитомиксиса, мы не наблюдали (рис. 16, а, б).



Рис. 16. Мейоз у ржи. Полиплоидные клетки:

а — диакинез, б — АI.

Преждевременное деление центромеры в МII описано нами также в инбредном материале. В метафазе II центромеры уже разделены, и удвоенное число хромосом не образует правильной метафазной пластинки (рис. 17). Аномалия варьировала в

проявлении между отдельными пыльниками в пределах колоса.

Десинаптические растения были обнаружены в первых инбредных поколениях и характеризовались высокой экспрессивностью аномалии, что приводило к их полной стерильности. Оба растения, происходящие от разных популяций, характеризовались разным проявлением десинапсиса. У одного из них степень десинапсиса варьировала: число унивалентов в МI было от 0 до 14, в среднем в мейоцитах было 36% унивалентов, открытых бивалентов наблюдалось 51,2%, кольцевых — 13%.

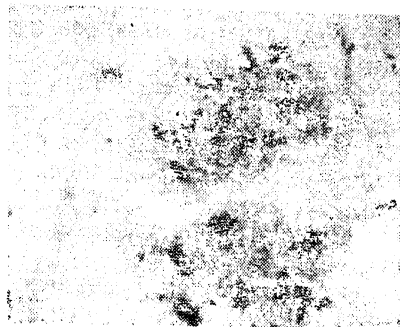


Рис. 17. Мейоз у ржи. МII — преждевременное деление центромера.

Сравнение характера распределения клеток с унивалентами у десинаптического растения и растения линии ББВ, характеризующегося закономерным снижением частоты хиазм и увеличением частоты унивалентов в МI, выявило различный характер распределений у этих растений (табл. 14).

Таблица 14. Распределение клеток в зависимости от числа унивалентов в мейоцитах у десинаптического растения и растения из инбредной линии ББВ₁

Растение	Число унивалентов на клетку								Число клеток
	0	2	4	6	8	10	12	14	
Десинаптик	3	2	12	7	3	2	0	1	50
ББВ ₁ 521/1	26	2	2	1	—	—	—	—	30

Распределение псевдоунивалентов у десинаптического растения приближается к нормальному. Распределение унивалентов у растения ББВ₁ 521/1 больше соответствует пуассоновскому, которое свойственно для редко возникающих событий. Этот факт позволяет предположить, что у десинаптического растения нарушен процесс хиазмообразования. Согласно фенотипической классификации Праккена [Prakken, 1943] следует отнести описанный десинапсис к классу среднего десинапсиса. На последующих стадиях мейоза у аномального растения мы наблюдали закономерные нарушения, которые выражались в отставании хромосом в анафазах и образовании микроядер на стадиях диад и тетрад.

Другое десинаптическое растение характеризовалось полным десинапсисом: в диакинезе и метафазе I все хромосомы находились в унивалентном состоянии. Более ранние стадии профазы, доступные для исследования, также не выявляют конъюгации гомологов, что заставляет предполагать, что в данном случае мы встретились с явлением асинапсиса. Однако изредка в отдельных клетках как в метафазе, так и в диакинезе встречались биваленты (0,94%). В AI хромосомы не проявляли двойной структуры, свойственной хромосомам в нормальных клетках на этой стадии, и расходились к полюсам случайно; наиболее часто наблюдалось расхождение 6:8 (38,7%) и 5:9 (26,4%), иногда — 7:7 (15,1%). Последующий мейоз нарушен, что полностью определяется отсутствием конъюгации на ранних стадиях.

Растения с аномалией, выражающейся в липкости хроматина (типа sticky), обнаружены в линии ББВ₂. Аномалия впервые выявляется на стадии MI и характеризуется низкой экспрессивностью. Хромосомы теряют индивидуальность, слипаются в одну хроматиновую массу, иногда разделенную на глыбки. Подобные клетки, по-видимому, часто не делятся в мейозе, и на стадии тетрад видны монады с пикнотическими ядрами (рис. 18). Слипание может проявляться у части клеток на стадии ди-

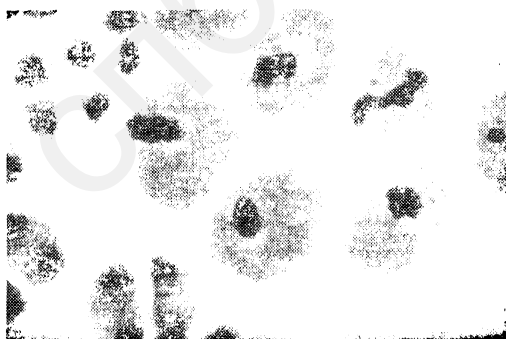


Рис. 18. Мейоз у ржи. Слипание хромосом.

ад, достигая здесь максимального выражения. Если степень агглютинации хроматина более слабая, клетки вступают в деление, и в AII наблюдается растягивание хроматина между полюсами, но индивидуальные хромосомы неразличимы, хроматин может разрываться при этом в любом месте, образуя отдельные комки, неравные по размеру. Образуются тетрады с конденсированными ядрами. Потомство от таких растений характеризовалось различным проявлением этой аномалии. Прояв-

ние признака варьировало от цветка к цветку, от пыльника к пыльнику, от растения к растению. Процент спорочитов со слипанием у потомков одного растения варьировал от 0,7 до 48,0%. Повторяемость этой аномалии в ряду поколений указывает на ее наследственный характер. Липкость хроматина у ржи описана впервые, но была выявлена у ряда других объектов [Beadle, 1937; Johnsson, 1944; Shorova, 1966; Mehra, Rai, 1970; Gottschalk, 1968, и др.]. По аналогии с данными, известными из литературы, можно предполагать, что такой фенотип связан с нарушениями репликации ДНК, причем только в предмейотическом синтетическом периоде, так как в митозе отклонений не наблюдали. Мутации подобного типа с полным отклонением можно отнести к классу условных, так как эксперименты в теплице показали, что проявление этой аномалии усиливается при

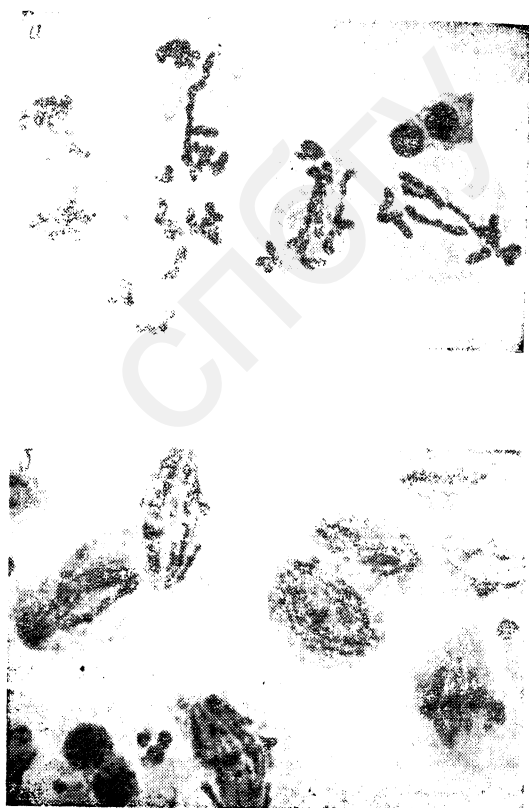


Рис. 19. Мейоз у ржи.

Проявление аномалии «удлиненные хромосомы» (типа elongate) в MI (а) и AII (б).

повышении температуры и изменении влажности [Миркова, Соснихина, 1980].

Аномалия «удлинение хромосом», подобная типу *elongate* [Rhoades, Dempsey, 1966] у кукурузы, выделена нами среди растений I₁. В анафазах I и II (рис. 19) аномалия ведет к задержке деления и неравномерному распределению хромосом, результатом чего является образование стерильной пыльцы. В F₁ от скрещивания аномальных растений с нормальными все растения характеризовались нормальным мейозом.

В линии Б-За наряду с неспецифическими нарушениями мейоза обнаружена аномалия, проявляющаяся в тетрадах микроспор («деление в тетрадах»). Несмотря на то что эта аномалия проявляется после завершения мейоза, ее можно считать мейотической, так как она связана, по-видимому, с нарушением терминации мейотического цикла. Аномальные тетрады резко отличаются от обычных: в каждой микроспоре четко видны 7 хромосом с центромерными перетяжками, причем их расположение чаще всего напоминает митотическую пластинку с полюсами (рис. 20, а). Микроспоры остаются в общей оболочке и составляют тетраду. Вслед за освобождением микроспор и распадом тетрадного комплекса в молодых микроспорах наблюдали анафазное расхождение (рис. 20, б). Расхождение хромосом происхо-



Рис. 20. Митоз в тетрадах.

Тетрады с митозом (а) и анафазное расхождение хромосом в молодых микроспорах (б).

дило без деления центромеры, и к полюсам отходили целые хромосомы. Обнаружены различные варианты расхождения: 0—7, 1—6, 2—5, 3—4. В дальнейшем аномальные микроспоры дегенерируют. «Деления в тетрадах» характеризуются значительной изменчивостью в проявлении. Частота аномальных тетрад была различной у растений в пределах линии, в колосьях одного растения и пыльниках одного цветка (рис. 21). Мы ис-

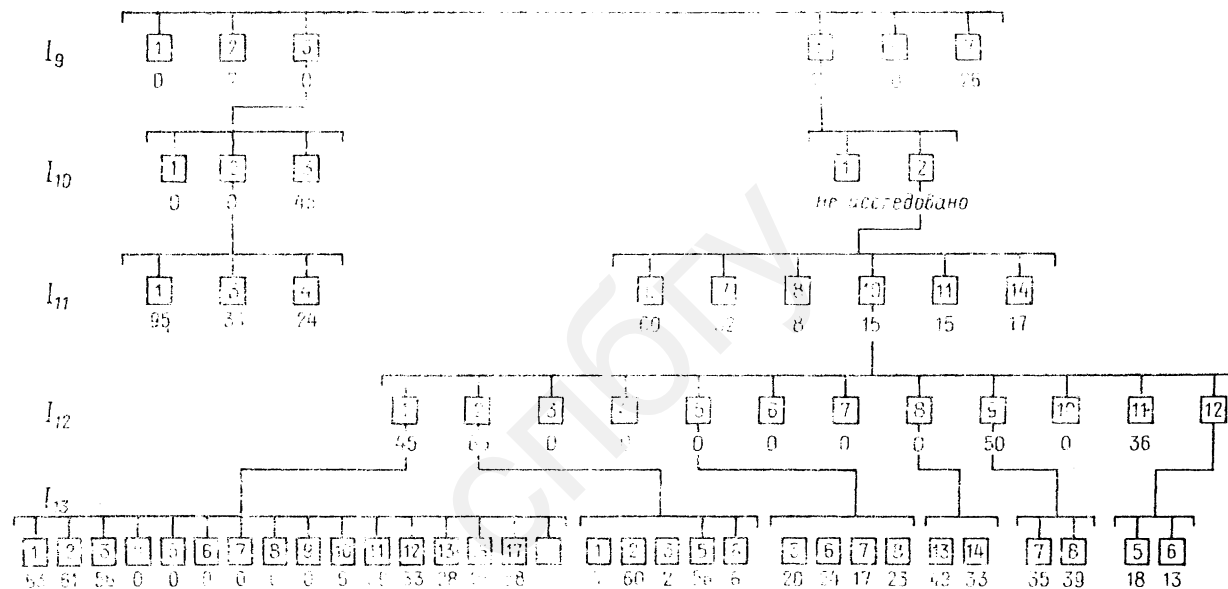


Рис. 21. Наследование признака митоз в тетрадах в последовательных поколениях инбридинга линии Б-За. Цифры в квадратах — номера растений, цифры под квадратами — процент аномальных тетрад у отдельных растений.

следовали растения в шести инбредных поколениях, и проявление аномалии в поколениях свидетельствует о наследственной обусловленности признака. В то же время видно (рис. 21), что в пределах потомства одного растения данный признак обнаруживается не у всех растений. Однако в потомствах растений, у которых тетрады с делениями не выявлено, вновь появляются растения с разной выраженностью признака. В равной мере и в самоопыленных потомствах растений с четко выраженным признаком наблюдались растения с полностью нормальными тетрадами. Таким образом, исследуемый признак характеризуется различной экспрессивностью и неполной пенетрантностью, т. е. проявляется не у всех растений с аномальным генотипом в данной линии.

Для установления генетической детерминации этой аномалии был проведен гибридологический анализ при скрещивании данной линии с другой, не несущей данного признака. В F_1 не обнаружено растений с аномалией. Учитывая различную экспрессивность признака, мы при исследовании растений F_1 и F_2 анализировали все пыльники из всех цветков колоса, где можно было наблюдать тетрады. Обнаружение даже единичной тетрады с митотическими хромосомами считали проявлением аномального генотипа. В F_2 от реципрокных скрещиваний выявляются растения без аномальных тетрад и с аномальными в соотношении 214:14 соответственно, что статистически не отличается от соотношения 15:1, которое ожидалось бы при взаимодействии двух полимерных генов (табл. 15). Таким образом,

Таблица 15. Соотношение нормальных растений и растений с митозом в тетрадах в F_2 от скрещивания линий Б-3а(113) и ББВ-16(143, 139)

№ семьи	Год	Тип скрещивания	Количество растений		χ ²
			нормаль- ных	с анома- лией	
345	1974	(143/2×113) p. 1	12	0	
346		(143/2×113) p. 2	13	2	
350		(139/2×113) p. 1	22	2	
351		(139/2×113) p. 2	14	0	
467	1975	(139/2×113) p. 1	43	2	
462		(143/2×113) p. 3	56	3	
			160	9	0,301
347	1974	(113×139/2) p. 1	16	1	
348		(113×139/2) p. 2	6	1	
349		(113×139/2) p. 3	21	3	
468	1975	(113×139/2) p. 1	11	0	
			54	5	0,465
Количество растений по объединен- ным данным			214	14	0,0046

для проявления мутантного фенотипа необходимо одновременное действие двух рецессивных генов в гомозиготном состоянии (td_1 и td_2 — tetrad division). Из данных табл. 16 видно, что эти ге-

Таблица 16. Расщепление в F_2 по восковому налету на растении и по аномалии митоз в тетрадах (число растений)

Соотношение	Без митоза в тетрадах		С митозом в тетрадах	
	Восковой налет	Без воскового налета	Восковой налет	Без воскового налета
Практически полученное	66	19	5	0
Теоретически ожидаемое при соотношении по трем генам 45:15:3:1 . . .	63,279	21,093	4,219	1,406

ны не обнаруживают сцепления с геном воскового налета *epi* ($\chi^2=1,033$) [Соснихина и др., 1980].

Описываемая аномалия мейоза впервые обнаружена у ржи. Анафазное расхождение хромосом в микроспорах напоминает редукционное деление и происходит без разделения центромер. Это указывает на то, что хромосомы вступают в деление нереплицированными. Второе деление мейоза является уникальным в том смысле, что перед ним не происходит репликации хромосом. В свете этого и описываемая аномалия — «деления в тетрадах» может рассматриваться как продолжение мейотического деления и дефект в данном случае связан, по-видимому, с нарушением терминации мейотического цикла. Таким образом, действие двух генов, которые в рецессивном состоянии определяют появление делений в тетрадах у ржи, контролируют окончание мейоза и, вероятно, акт репликации ДНК не является определяющим моментом для вступления клетки в деление. Это представляет интерес для раскрытия механизмов клеточного деления. Аналогичные аномалии были описаны у кукурузы, лисохвоста, *Rumohra aristata*, *Chlorophytum elatum* [Beadle, 1933; Johnsson, 1944; Koul, 1976; Bhavandan, 1971]. У кукурузы фенотипически аномалия проявлялась во множественных делениях и была названа Бидлом «polymitotic».

Анализ литературных данных по генетическому контролю мейоза показывает, что течение мейоза у высших растений контролируется большим числом генов, функционирование которых может быть выявлено на основе анализа мутантов, обнаруживающих какое-либо нарушение в ходе мейотических событий. Наблюдается определенный параллелизм в наследственных изменениях поведения хромосом в мейозе у разных видов, что объясняется универсальностью мейоза для всех высших орга-

низмов. Можно предполагать, что этот процесс контролируется гомеологичными системами генов у разных видов.

Следует еще раз подчеркнуть, что предложенное разделение аномалий на «специфические» и «неспецифические» имеет принципиальное значение. Типы аномального поведения хромосом, отнесенные нами к неспецифическим, характеризуют мейоз всех когда-либо исследованных инбредных линий и, кроме того, являются закономерным классом аномалий у всех генетически несбалансированных форм (отдаленных гибридов, гаплоидов, полдиплоидов и др.). В применении к инбредным линиям этот показатель может рассматриваться как проявление инбредной депрессии, которая сказывается как на морфологических и физиологических признаках, так и на правильности мейоза. Отсюда высокое варьирование частоты неспецифических аномалий в зависимости от условий среды. Возможно, что наследование этих аномалий связано с генами, мутантные аллели которых вызывают различного рода нарушения общего обмена, снижение жизнеспособности при инбридинге и которые плеiotропно влияют и на ход мейоза. Специфические аномалии связаны с нарушением определенных событий мейоза, выявляются на определенных этапах и детерминируются, скорее всего, мутантными аллелями генов, непосредственно контролирующих ход мейоза. Этот тип аномалий представляет наибольший интерес для выявления генетической системы, управляющей ходом мейоза. Накопление мутаций с различными нарушениями мейоза позволит выяснить важные критические моменты в осуществлении этого процесса и разобраться в механизмах мейотического деления. В связи со сказанным, представляется важным дальнейшее исследование и изучение наследственных аномалий мейоза.

ГЛАВА VII

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ АУТОФЕРТИЛЬНОСТИ У РЖИ

Известно, что в роде *Secale* только *S. silvestre*, *S. vavilovii* (syn. *S. iranicum* Kobyl.) и *S. africanum* размножаются посредством регулярного самоопыления. *S. montanum* и *S. cereale* объединяющие большое число подвидов, размножаются путем облигатного перекрестного опыления. Самонесовместимость — важнейшее биологическое свойство ржи, за счет которого растения в популяциях постоянно поддерживают гибридную мощь — популяционный гетерозис. Анализ изменчивости ржи по самонесовместимости, выявление генетической системы, контролирующей несовместимость, открывают возможности для планомерного использования этого свойства и его мутантных вариантов в генетических исследованиях и в селекционной работе.

1. НЕОДНОРОДНОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ РЖИ ПО АВТОФЕРТИЛЬНОСТИ СОСТАВЛЯЮЩИХ ИХ РАСТЕНИЙ

Впервые принудительное самоопыление растений культурной ржи провел Римнау [Rimnau, 1877, цит. по: Brewbaker, 1926]. Он показал, что в большей части изолированных колосьев сорта Шланштедтская либо вообще не завязываются зерновки, либо завязывается всего несколько зерен. Автостерильность растений в популяции ржи оказалась очень высокой, но не абсолютной (автофертильность 1,1—1,9%). С начала XX в. работы по принудительному самоопылению (инбридингу) ржи были начаты в нескольких селекционных центрах. Накопленные с тех пор данные по инцухтированию растений сортовых популяций культурной ржи и сорнополевой ржи подтвердили свойственную им высокую автостерильность.

По данным разных авторов, среднее значение автофертильности для различных сортов и образцов сорнополевой ржи колебалось от 0 до 5,0% [Heribert—Nilsson, 1916; Stroman, 1923; Leith, 1925; Бабаджанян, Мкртчян, 1953; Понятовская, 1979]. По наблюдениям Антропова [1930], в исследованных сортах ржи от 39 до 50,1% растений были полностью автостерильны, а в образцах сорнополевой ржи таких растений было 49—60%. Позднее аналогичная работа была проведена А. Н. Сидоровым [1971], показавшим, что в исследованных им группах сортов от 37,5 до 68,3% растений полностью автостерильны, а в группах образцов сорнополевой ржи полностью автостерильны от 44 до 63% растений. Согласно данным О. О. Кедрова-Зихмана и А. А. Риттера [1962], Л. Н. Понятовской [1979], от 62 до 88% растений в изученных сортовых популяциях оказались полностью автостерильными.

В табл. 17 приведены данные, полученные разными авторами при исследовании некоторых местных и селекционных сортов озимой и яровой ржи. Можно отметить, что большая часть растений в этих популяциях либо полностью автостерильны, либо завязывают менее 5% зерновок. Вместе с тем во всех исследованных популяциях выявляется обычно весьма небольшая доля растений с автофертильностью выше 20%. Таких растений в популяциях содержится от нескольких долей процента до 3—7% и даже более 10%. В. Е. Писарев [1935] сообщил о результатах большой работы по инцухтированию колосьев сорта Петкус. Среди 17,5 тыс. самоопыленных колосьев было выделено 220, содержащих по 20 или более зерновок (1,26%). Вместе с тем рассмотрение данных в табл. 17 выявляет и заметные межпопуляционные различия. Ряд сортов характеризовался в среднем более высоким уровнем автофертильности (местная рожь из Саксонии, сорта Елисейская и Гибридная). В то же время озимые сорта Сталь и Вятка и особенно яровой Петкус

Таблица 17. Распределение растений по автофертильности в различных сортовых популяциях ржи

Сорта	Годы	Число изолиро- ванных колосьев	Количество колосьев, %, с автофертильностью, %						Средняя автофертиль- ность, %	Авторы
			0	0,1—5,0	5,1—20,0	20,1—40,0	40,1—70,0	> 70,0		
Петкус	1926	23	56,5	34,8	(8,7 *)	—	—	—	2,07	Агеев, 1929
	1927	57	14,0	40,4	(12,3 *)	—	(33,3 *)	—	8,56	Тот же
	—	—	33,0	43,0	18,0	5,0	—	1,0	5,1 ± 0,9	Рэро, 1928
	—	117	18,8	79,5	1,7	—	—	—	—	Heribert-Nilsson, 1953
	—	110	16,4	78,2	8,2	—	—	—	—	Тот же
	1920—1926	728	19,0	76,0	4,8	0,1	0,1	—	—	Heribert-Nilsson, (цит. по; Lundqvist, 1960)
	—	887	(80,9)	13,4	3,7	1,6	0,3	—	5,6 ± 0,31	Plagge, 1954
	1970	540	67,2	25,2	6,1	(1,5)	—	—	2,0 ± 0,08	Молчан, 1973
	1971	406	68,0	29,0	3,0	—	—	—	0,9 ± 0,06	Тот же
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Вятка	1925	150	34,0	(68,0)	—	—	—	—	4,0	Агеев, 1929
	1926	31	6,3	32,3	(6,4 *)	—	—	—	1,14	Тот же
	1927	30	16,7	36,7	(43,3 *)	—	(3,7 *)	—	7,88	" "
	1954—1955	1473	66,7	28,3 *	4,4 **	0,5 **	0,1 **	—	1,22—1,38	Суриков, 1956, 1957, а, б; 19606
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 17 (продолжение)

Сталь	1942	173	(92,4)	5,7	1,2	0,6	—	—	3,48	Müntzing (цит. по: Lundqvist, 1947)
	1947	270	51,5	47,0	0,8	0	0,7	—	3,06	Lundqvist, 1958
	1948	644	40,7	56,8	1,7	0,5	0,1	0,2	2,98	Тот же
	1949	160	42,5	53,8	3,7	—	—	—	2,75	" "
	1950	294	22,8	69,7	6,5	0,2	0,7	—	3,28	" "
	1952	120	(93,3)	6,7	—	—	—	—	3,01	" "
Петкус яровой	1954	200	68,5	(29,5 **)	0,5 **	(1,5 **)	—	—	2,42	Суриков, 1956, 1957а, б; 19606, 1969
	1955	57	66,7	(31,7 **)	0	(1,8 **)	—	—	2,89	Тот же
	1956	60	80,0	(20,0 **)	—	—	—	—	0,52	" "
	1957	522	71,2	(27,7 **)	0	(1,1 **)	—	—	—	" "
	1959	100	84,0	(16,0 **)	—	—	—	—	—	" "
	1965	864	76,5	(22,4 **)	0,6 **	(0,5 **)	—	—	—	" "
	1966	354	72,6	(26,3 **)	0,6 **	(0,6 **)	—	—	—	" "
	1971	543	52,7	30,4	15,1	1,6	0,2	—	2,6 ± 0,3	Андряш, 1973
	1972	977	68,7	22,2	7,4	0,9	0,8	—	1,8 ± 0,2	" "
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Местная из Саксонии	1919	2000	22,8	(46,5)	(30,7)	—	—	—	—	Duckart, 1928
	1924	1200	23	(48)	(29)	—	—	—	—	" "
Елсеевская	За 3 года	1205	12,6	55,4	(27,1 *)	(4,8 *)	—	—	—	Краснюк, 19366
	1927—1933	1685	—	—	—	—	—	—	2,3—18,9	" "
Гибридная	За 3 года	766	7,5	41,5	(41,0 *)	(10,1 *)	—	—	—	Краснюк, 19366
	1927—1933	1913	—	—	—	—	—	—	2,7—12,7	" "

* Авторами растения были сгруппированы в классы автофертильности 5,0—30,0% и >30,0%.

** Распределение растений по классам автофертильности проведено нами на основе данных Сурикова, исходя из наличия в колосе 50 цветков.

характеризуются высокой долей полностью автостерильных растений и малой частотой растений с высокой автофертильностью. Межпопуляционные различия по автофертильности обнаружили также Ульрих [Ulrich, 1902, цит по: Brewbaker, 1926], К. Ф. Агеев [1929], Г. Рэго [1928]. Весьма высокой (26,5%) оказалась средняя автофертильность образца болгарской низкостебельной ржи в опытах Л. Н. Понятовской [1979].

В ряде случаев заметно различаются результаты, полученные при исследовании одного и того же сорта в разные годы (табл. 17). Частично эти различия могут быть связаны с тем, что авторы исследовали разные партии семян сорта. Однако и в исследованиях, проведенных в разные годы одним и тем же автором, наблюдаются аналогичные различия по отношению растений сортовых популяций к самоопылению. Такие различия обнаружены К. Ф. Агеевым [1929] по сортам Петкус озимый и Вятка, а также Жегаловской, Шланштедтской и А. А. Красноком [19366] по сортам Елисеевская и Гибридная. В. К. Шумный и Л. А. Ишеницын [1971] оценили автофертильность 5 популяций яровой ржи при посеве их в горах Киргизии на разных высотах, для которых характерна различная среднесуточная температура воздуха (21,4; 15,9 и 14,0°C). Автофертильность изученных популяций варьировала в первом пункте от 1,8 до 5,4%, во втором — от 0,5 до 2,8%, в третьем — от 0,1 до 0,7%.

В нашей работе была оценена реакция на самоопыление сорта Вятка и нескольких образцов нашей генетической коллекции озимой ржи, маркированных доминантными или рецессивными аллелями некоторых генов. Средний уровень автофертильности большинства исследованных популяций оказался также весьма низким — от 0,02 до 3,0%. Только по сорту Вятка, образцу Без воскового налета и Черноколосой фиолетовозерной были получены более высокие средние значения автофертильности (до 7,3—8,8%).

Изученные популяции различаются не только по средним значениям автофертильности, но и по изменчивости этого показателя в разные годы. Значительную изменчивость демонстрирует Вятка (0,53—7,3%) и Безлигульная (0,11—4,4%), гораздо меньше изменчивость у образца Без воскового налета (3,8—8,8%). Таким образом, результаты сопоставления разных популяций по автофертильности оказываются наиболее полными только при неоднократном их тестировании в разные годы. Многолетнее сопоставление выявляет и своеобразие изменения автофертильности разных популяций в одни и те же годы. Так, при сравнении образцов Белозерной, Без воскового налета и Белозерной без воскового налета можно отметить, что из двух лет, когда выявлялась наиболее высокая автофертильность образца Без воскового налета, лишь в один выявлялась наиболее высокая автофертильность Белозерной без воскового налета, и в

оба эти года автофертильность Белозерной ржи была на весьма низком уровне.

В каждой из исследованных нами популяций также выявлялась неоднородность растений по автофертильности (табл. 18).

Таблица 18. Распределение растений по автофертильности в различных популяциях ржи и пределы его изменчивости в разные годы

Популяции	Количество лет (повторности) изоляции	Число изученных растений	Количество растений, %, в популяции с автофертильностью, %			
			0	0,1—20,0	20,1—50,0	> 50,0
Вятка	7	297	9—70	30—85	0—21 (5,0) *	0—5,3 (1,0)
Белозерная	12	389	29—73	22—67	0—6 (2,6)	0—4,5 (0,5)
Без воскового налета	9	347	7—43	36—79	6—22 (11,2)	0—7 (2,9)
Белозерная без воскового налета	12	475	30—88	6—66	0—6 (1,7)	0—3,5 (0,4)
Черноколосая	6	108	27—50	50—73	0—10 (3,7)	0
Безлигульная	5	104	24—78	22—68	0—17 (3,8)	0
Карликовая	4	101	30—50	43—60	0—10 (3,0)	0—6 (3,0)
Белозерная без воскового налета с опушенными цветковыми чешуями	3	83	58—88	12—42	0	0
Черноколосая флюгелозерная	3	60	30—54	30—54	0—40 (6,7)	0—3 (1,7)

* В скобках указан процент растений данной группы автофертильности, выделенных из популяции за все годы ее изучения.

Больше всего полностью автостерильных растений выявляется в популяциях Белозерной, Белозерной без воскового налета, Белозерной без воскового налета с опушенными чешуями, Безлигульной — от 24—58% до 73—88%, меньше всего таких растений в популяции Без воскового налета (7—43%). Почти в таких же пределах у разных популяций варьирует доля растений с низким уровнем автофертильности — до 20%. В 8 из 9 изученных нами популяций были выявлены и растения с более высокой автофертильностью — от 20 до 50% и выше. Больше всего таких растений в популяции Без воскового налета (в среднем за все годы изучения частота таких растений в этой популяции составила 11,2%). В других популяциях растения с высокой автофертильностью встречаются значительно реже (от 1,7 до 6,7% растений с автофертильностью 20—50% и 0,4—3,0% растений с автофертильностью выше 50%), и в отдельные годы в малых выборках такие растения не обнаруживаются.

Изучение автофертильности растений 9 популяций мы проводили в течение 3—12 лет. При этом довольно значительно варьировало соотношение автостерильных и слабо автофертильных растений, особенно заметное варьирование наблюдалось по сорту Вятка. Поскольку эти два типа растений в сумме состав-

ляют от 80 до 100% растений популяции, то возрастание доли автостерильных растений в какой-либо год сопровождается снижением доли слабо автофертильных растений и наоборот. Возможно, что по крайней мере часть растений в популяции может в зависимости от условий года либо завязать при самоопылении несколько зерен в колосе, либо оказаться полностью автостерильными. Выяснение природы внутрипопуляционной изменчивости по автофертильности возможно при использовании двух подходов. Во-первых, можно провести клонирование отдельных растений и изучить завязывание зерен при принудительном самоопылении большого количества колосьев, предста-

Таблица 19. Завязывание зерен в колосьях клонов, полученных от растений сорта Вятка (Суриков, 1960б, 1971а)

Год июля- яни	Номер клона	Количество клониро- ванных колосьев	% колосьев с числом зерен при самоопылении					Среднее значение автофертильности	
			0	1	2—5	6—10	11—20	зерен колос	% завязывания
1958	30	103	93,2	6,8				0,07	
	51	104	94,2	5,8				0,06	
	35	104	80,7	17,3	2,0			0,22	
	61	104	71,1	23,1	5,8			0,37	
	42	102	63,7	23,5	12,8			0,55	
	45	103	62,1	27,2	10,7			0,56	
	38	102	66,6	26,5	4,9	1,0		0,54	
	43	103	56,3	30,0	11,7	—	2,0	0,82	
	32	100	58,0	23,0	17,0	1,0	1,0	0,87	
	22	2	100,0					0	
	31	6	100,0					0	
	33	20	95,0	5,0				0,05	
	40	8	87,5	12,5				0,12	
	44	31	90,3	6,5	3,2			0,13	
	55	23	87,0	13,0				0,13	
	49	21	81,0	19,0				0,19	
	27	12	66,7	33,3				0,33	
	36	21	81,0	9,5	9,5			0,33	
	23	20	65,0	30,0	5,0			0,40	
	39	27	51,9	37,0	11,1			0,63	
1966	1, 2, 4, 6, 11, 12, 16	146	78,1	14,4	7,5				0,40
	3, 7, 14, 17, 19	139	42,5	28,8	23,0	5,0	0,7		1,60
	18, 22	48	8,3	16,7	47,9	12,5	14,6		5,20
	10	24	8,3	4,2	8,3	12,5	25,0		21,6
	20	22							63,7

Примечание: В 1966 г. от клона № 10 было получено 25% колосьев с 21—30 зернами и 16,7% — с 31—40 зернами; от клона № 20: 4,0% — с 21—30 зернами, 22,7% — с 31—40, 40,9% — с 41—50, 27,3% — с 51—60 и 4,5% — с количеством зерен >60.

влияющих один и тот же генотип. Во-вторых, можно исследовать потомства растений с различной автофертильностью.

Исследование автофертильности клонов ржи проведено лишь в немногих работах. Три клона, полученных от растений сорта Сталь, были в течение трех лет изучены Лундквистом [Lundqvist, 1956]. Анализируемые клоны характеризовались различной степенью автофертильности и различной нормой реакции, что можно рассматривать как результат различий по генам, имеющим отношение к контролю автофертильности.

Исследование автофертильности клонов, полученных от сорта Вятка, провел И. М. Суриков [1960б, 1971а]. Результаты его работы, приведенные в табл. 19, также демонстрируют неоднородность клонированных растений по генам, определяющим их автофертильность. Генотип, определяющий наиболее устойчивую автостерильность, характерен для большей части клонов в опыте 1958 г. Наиболее широкую норму реакции в отношении завязывания зерна при самоопылении определяют генотипы клонов 32 и 43 (1958 г.), 3, 7, 14, 17, 19, 18, 22 и 10 (1966 г.). Клон 20 (1966 г.) имеет генотип, определяющий автофертильность: ни один из 22 изолированных колосьев не завязал менее 20 зерен.

В. К. Шумный и Л. А. Пшеницын [1971] оценили автофертильность растений в 115 клонах, также полученных от сорта Вятка. Каждый клон выращивали на различной высоте над уровнем моря в горах Киргизии в пунктах со среднесуточной температурой воздуха: 23,5; 16,4 и 17,2°C. Средняя автофертильность 372 колосьев в первом пункте была 4,2%, 603 колосьев во втором пункте — 1,0%, 332 колосьев в третьем пункте — 0,8%. 102 клона из 115 демонстрировали более высокую автофертильность на первом участке, где температура воздуха была выше, у 9 клонов автофертильность была выше на высокогорных пунктах, 4 клона не завязали зерна ни в одном из пунктов.

Таким образом, имеющиеся в литературе данные по оценке автофертильности колосьев в клонах позволяют сделать вывод о наличии в популяциях ржи генотипической изменчивости по этому показателю. Разные генотипы определяют не только разный уровень автофертильности, но и разную норму реакции.

2. АНАЛИЗ ИНЕРЕННЫХ ПОТОМСТВ

Модифицирующее влияние условий на завязываемость зерна при самоопылении может привести к тому, что растения популяции с одним и тем же генотипом могут быть в разные годы отнесены в различные классы по автофертильности. Кроме того, нет уверенности в том, что растения, одинаково оцененные по автофертильности в условиях какого-то одного года, имеют сходный генотип, обеспечивающий этот уровень автофертиль-

ности. Разграничить влияние генотипических различий и условий выращивания на уровень автофертильности растений в популяциях можно посредством сравнительного анализа потомств I_1 .

Наибольший материал такого рода мы получили при исследовании образца Без воскового палета. В 1959 г. была оценена автофертильность 66 растений I_1 — потомков 16 растений из популяции. В 1960 г. такая же оценка была получена для 119 растений I_1 — потомков 36 растений из популяции. Большинство растений из популяции — родоначальников потомств I_1 — характеризовались автофертильностью, не превышающей 20%. Среди исследованных потомств I_1 большая часть растений также характеризовалась автофертильностью от 0 до 20%. Вместе с тем в потомствах от наиболее автофертильных растений из популяции были получены отдельные растения I_1 с завязываемостью выше 75% (табл. 20).

Итак, большинство растений в популяции и значительная часть растений в потомствах I_1 имеют автофертильность, которая оценивается малыми долями p (процентами) завязавшихся зерновок от количества самоопыленных цветков. В связи с этим обстоятельством при анализе мы оперировали величиной $\varphi = 2 \arcsin \sqrt{p}$ [см.: Урбах, 1964]. Крайним значениям долей (а 1,0 (0 и 100%)) соответствуют значения φ 0 и 3,14. Этот размах значений φ был разбит на 10 классов с классовым интервалом 0,314. Границы этих классов, выраженные в процентах, оказались следующими: 0—2,4—9,5—20,6—34,5—50,0—65,6—79,3—90,4—98,6—100,0. В такие классы и были сгруппированы растения — родоначальники из популяции и растения из соответствующих потомств I_1 (табл. 20). Рассмотрение данных таблицы показывает, что распределение по автофертильности в потомствах растений из популяции с завязываемостью 0,1—20,6% отличается от такового в потомствах растений с более высокой автофертильностью.

Потомства I_1 от растений с автофертильностью 2,5—9,5% оказались сходными в 1959 и 1960 гг. (при сравнении классов 0—2,4% и >2,4% $\chi^2 = 0,31$; $P > 0,50$). Не выявляется достоверных различий и между потомствами растений с автофертильностью 9,6—20,6% в те же два года (при сравнении классов 0—2,4% и >2,4% $\chi^2 = 2,90$; $P > 0,05$). Поскольку характер распределения растений в потомствах 1959 и 1960 гг. не показывает резких видимых различий, то в дальнейшем при сопоставлениях используются суммарные значения за оба года.

В потомствах от растений из популяции с завязываемостью при самоопылении на уровнях 2,5—9,5% и 9,6—20,6% распределения растений I_1 по автофертильности оказываются весьма сходными (при сравнении классов 0; 0,1—2,4%, 2,5—9,5% и >9,5% $\chi^2 = 0,62$; $P > 0,75$).

Таблица 20. Характеристика автофертильности растений I в потомствах от растений с различной автофертильностью из популяции Без воскового налета

Автофертильность исходных растений из популяции, %	Год анализа I ₁	Число семей I ₁	Количество растений I ₁ с автофертильностью, %								
			0	0,1—2,4	2,5—9,6	9,6—20,6	20,7—34,5	34,6—50,0	50,1—65,6	65,7—79,3	79,4—90,4
0,1— 2,4	1960	1	1	1							
2,5— 9,6	1959	7	5	3	4	1	1				
	1960	12	4	4	7	2					
9,6—20,6	Всего	19	9	7	11	3	1				
	1959	7	5	7	6	2	1	1			
	1960	8	4	1	11	2					
	Всего	15	9	8	17	4	1	1			
20,7—34,5	1959	1	7			1					
	1960	6	6	1	3	9	2			1	1
34,6—50,0	Всего	7	13	1	3	10	2			1	1
	1959	1	12	1	1	3	2		2		
	1960	1							1	2	
	Всего	2	12	1	1	3	2		3	2	
50,1—65,6 65,7—79,3	1960	6	2		2	1	5	17	14	8	
	1960	1					1	1	3	3	

В то же время сравнение потомств от растений из популяции с уровнями автофертильности 9,6—20,6% и 20,7—34,5% показало, что распределение растений I_1 по классам автофертильности 0; 0,1—9,5% и >9,5% достоверно различно ($\chi^2=13,44$; $P<0,01$).

Таким образом, проведенный анализ позволяет предполагать, что варьирование автофертильности в пределах от 2,5 до 20,6% у растений из популяции Без воскового налета, по-видимому, определяется в основном погодными условиями. Генотипы этих растений, очевидно, являются сходными.

Сопоставление потомств I_1 от растений из популяции с уровнями автофертильности 20,7—34,5% и 34,6—50,0% не обнаруживает между ними существенных различий (для классов 0; 0,1—20,6% и >20,6% $\chi^2=4,3$; $P>0,10$).

Вместе с тем сопоставление потомств I_1 от растений с уровнями автофертильности 34,6—50,0% и 50,1—65,6% показало значительные различия между ними (для классов 0—20,6% и >20,6% $\chi^2=28,13$; $P<0,01$).

Таким образом, растения из популяции Без воскового налета с уровнем автофертильности от 20,6 до 50% дают в I_1 потомство, в котором распределение по автофертильности иное, чем в потомствах I_1 от растений популяции с автофертильностью меньше 20,6% и больше 50%.

Следовательно, результаты анализа растений из популяции Без воскового налета по их потомствам I_1 позволяют сделать вывод о наличии в этой популяции трех групп растений с различными уровнями автофертильности: 0—20,6%, 20,7—50% и выше 50%. Генотипы растений в пределах каждой группы, очевидно, сходны по факторам, определяющим самонесовместимость, различия по автофертильности между этими уровнями являются следствием различий между генотипами.

Для сорта Вятка анализ 102 растений потомств I_1 от 39 растений популяции показал, что растения в популяции с автофертильностью до 20% имеют, по-видимому, сходные генотипы. Сравнение суммарных данных по потомству I_1 от растений из популяции, принадлежащих к этому классу, с потомством I_1 от растений популяции с уровнем автофертильности 50,1—65,6% подтверждает существенное различие между ними (для классов 0—9,5%, 9,6—34,5% и >34,5% $\chi^2=31,7$; $P<0,01$). Следовательно, и в популяции сорта Вятка растения с уровнем автофертильности до 20% и выше 50% различаются по генотипу в отношении факторов, контролирующих самонесовместимость.

Автофертильность изученных К. Ф. Агесовым [1929] растений из сорта Вятка варьировала от 4,8 до 20,3%. Сравнение потомств I_1 от 30 растений с автофертильностью 4,8—9,35% и от 13 растений с автофертильностью 10,9—20,3% показало (для классов 0—2,4%, 2,5—9,5% и >9,5%) отсутствие различий между этими группами потомств $\chi^2=0,32$; $P>0,80$). Полученные

К. Ф. Агеевым распределения растений I_1 заметно отличаются от полученных нами по тем же классам растений-родоначальников, что еще раз демонстрирует большое влияние условий среды в выявлении автофертильности.

Лундквист [Lundqvist, 1958, 1960] провел сравнительный анализ автофертильности растений из популяций сортов Сталь и Петкус (последнее по данным, которые получил Н. Хериберт-Нильсон) и их инбредных потомств I_1 на значительно более объемном материале. Анализ 1118 растений I_1 в инбредных потомствах от 312 растений сорта Сталь показывает, что распределение растений I_1 в потомствах специфично для каждого из взятых уровней автофертильности растений из популяции. Такие же результаты Лундквист получил и при анализе автофертильности 867 растений I_1 в потомстве 327 растений из сорта Петкус. Условно он считает возможным принять в качестве границы между автостерильными и автофертильными растениями завязываемость от самоопыления на уровне 10%. Однако проведенный им анализ показывает, что группа растений в популяции с автофертильностью от 0,1 до 10% генотипически также неоднородна. Рассматривая приводимый Лундквистом материал, можно отметить, что распределения потомств I_1 в семьях от растений с автофертильностью 0,1—5,0%, 5,1—10,0% и 10,0—20,0% имеют один и тот же модальный класс, тогда как в потомствах растений с автофертильностью более 20% модальный класс распределения иной.

И. М. Суриков [1969], исследовавший автофертильность 216 растений в потомствах I_1 от растений из популяции ярового Петкуса, также отметил, что значительное изменение доли высокоавтофертильных (завязывающих более 20% зерен) потомков I_1 характерно для растений популяции, завязывающих при самоопылении более 20% зерен, по сравнению с менее автофертильными растениями популяции. Однако он в еще большей степени, чем Лундквист, подчеркивает условность и относительность этой границы, не считая ее основной для естественного качественного разделения растений популяции.

Итак, сделанное нами заключение о возможности генотипического сходства растений в исследованных популяциях, завязывающих при самоопылении от 0,1 до 20% зерен, требует проверки при исследовании большего материала, поскольку имеются данные, свидетельствующие о генотипической неоднородности в пределах этой группы. По-видимому, система генов, влияющих на проявление признака автостерильность — автофертильность, достаточно сложна и может поэтому определять разные количественные градации в проявлении автофертильности. При этом одновременно имеет место существенная модификационная изменчивость в реализации эффекта разных генотипов в пределах их нормы реакции, как это показали приведенные в предыдущем разделе результаты изучения автофертильности в кло-

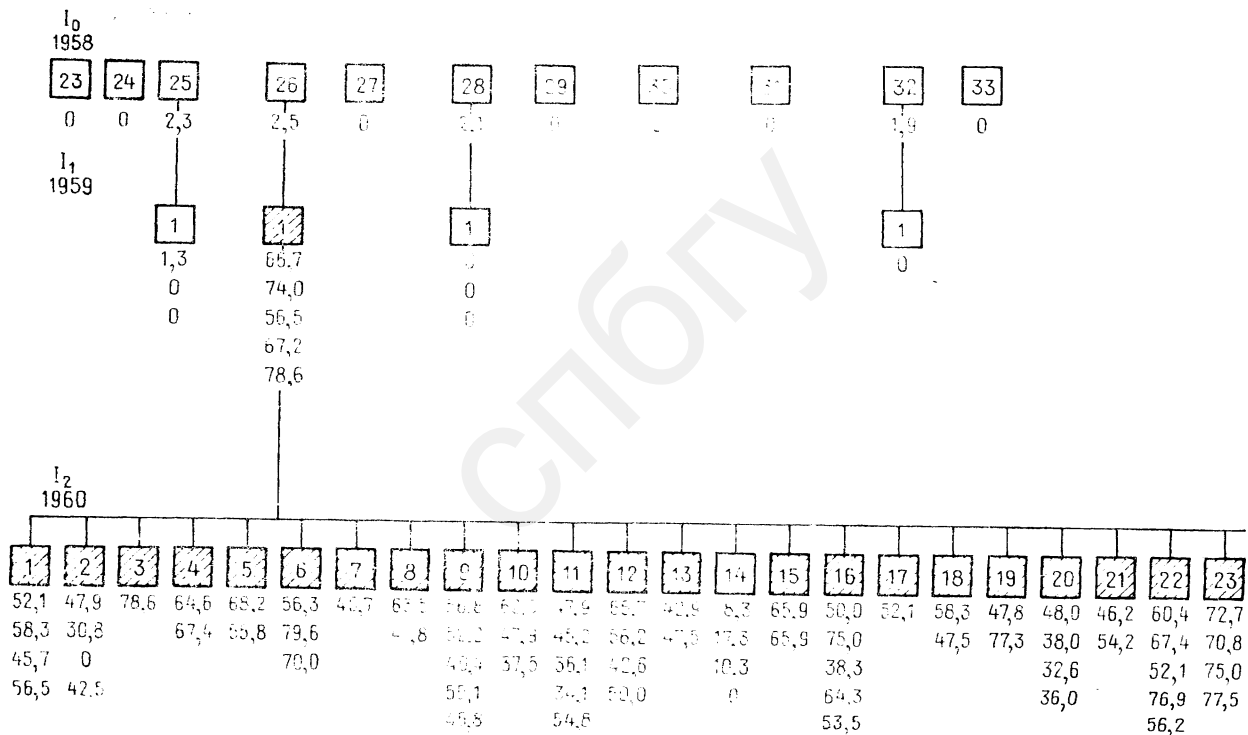
нах. Следовательно, исследуя автофертильность растений в популяциях и в инбредных потомствах, мы всегда имеем дело с трансгрессиями в проявлении разных генотипов.

Вместе с тем анализ потомств I_1 показал наличие четкой связи между автофертильностью растений в популяции и автофертильностью их потомков — растений I_1 . Поскольку изучаемые распределения по автофертильности растений в популяции и в их инбредных потомствах отличаются от нормальных, мы рассчитали не коэффициент корреляции, а предложенный А. А. Чупровым для качественных признаков коэффициент взаимной сопряженности [см.: Урбах, 1964].

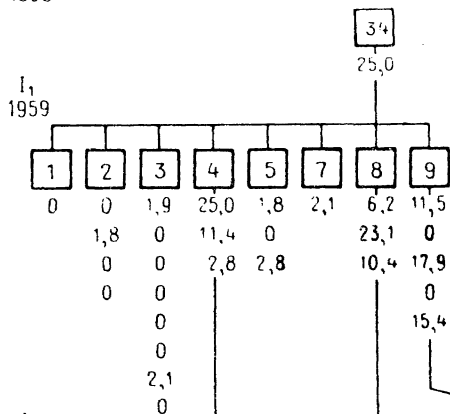
Для исследованных нами популяций Без воскового налета и сорта Вятка значения этого коэффициента составили соответственно 0,53 и 0,40. Расчет этого коэффициента по материалам Лундквиста [Lundqvist, 1958, 1960] дал значения 0,43 для сорта Сталь и 0,246 для сорта Петкус, а по материалам Н. М. Сурикова [1969] для ярового Петкуса — величину 0,36. Таким образом, для большинства исследованных популяций наблюдается достоверная связь между автофертильностью растений в популяции и автофертильностью их потомков I_1 на уровне около 0,4. Лишь для озимого сорта Петкус эта связь оказалась более слабой.

Второй способ анализа инбредных потомств — это генеалогический анализ родословных инбредных поколений. Примеры таких родословных от I_0 до I_2 приведены на рисунках 22 и 23; отсюда становятся очевидными пределы возможного варьирования автофертильности среди колосьев одного растения. Это модификационная изменчивость в пределах нормы реакции, она подчас оказывается весьма значительной: 0—17,9%, 0—29,5%, 0—47,9%, 7,7—63,6% (рис. 22). Оценив завязываемость во всех колосьях данного растения, можно отнести его к какому-то классу по автофертильности — к автостерильным, слабо автофертильным или к высоко автофертильным. Но в некоторых случаях это можно сделать только на основе изучения потомства исследуемого растения. Кроме того, данные по варьированию автофертильности в пределах растения заставляют относиться с осторожностью к оценке тех растений, у которых был изолирован всего один колос. Поэтому более ценны некоторые заключения, вытекающие из общего анализа родословных, чем детальный подсчет соотношений автофертильных и автостерильных растений в тех или иных инбредных семьях.

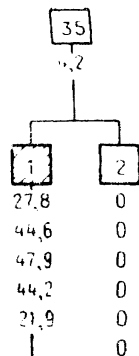
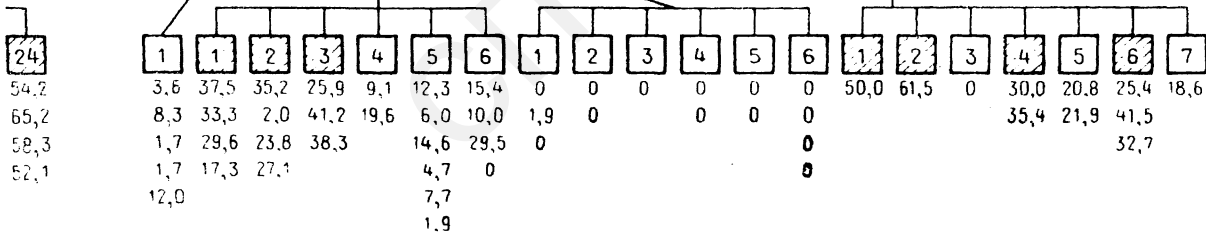
Общий анализ родословных показывает, что в основном растения с низкой автофертильностью (1,5—25,0%) дают в потомстве также слабо автофертильные или полностью автостерильные растения. Только в одной семье I_2 , происходящей от растения 34 из популяции Белозерная (рис. 22), выявлено 3 растения из 6, у которых автофертильность проявлялась в некоторых колосьях на уровне 35—41% и была заметно выше,



I,
1959



1960



141

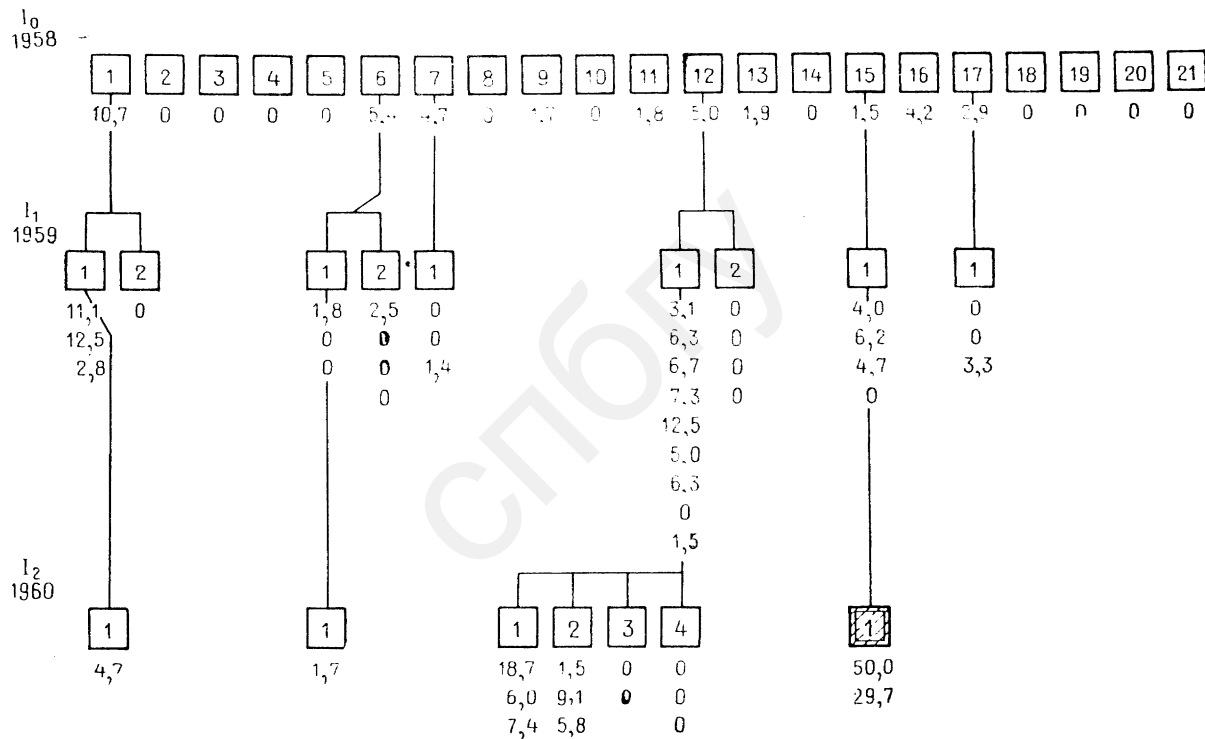
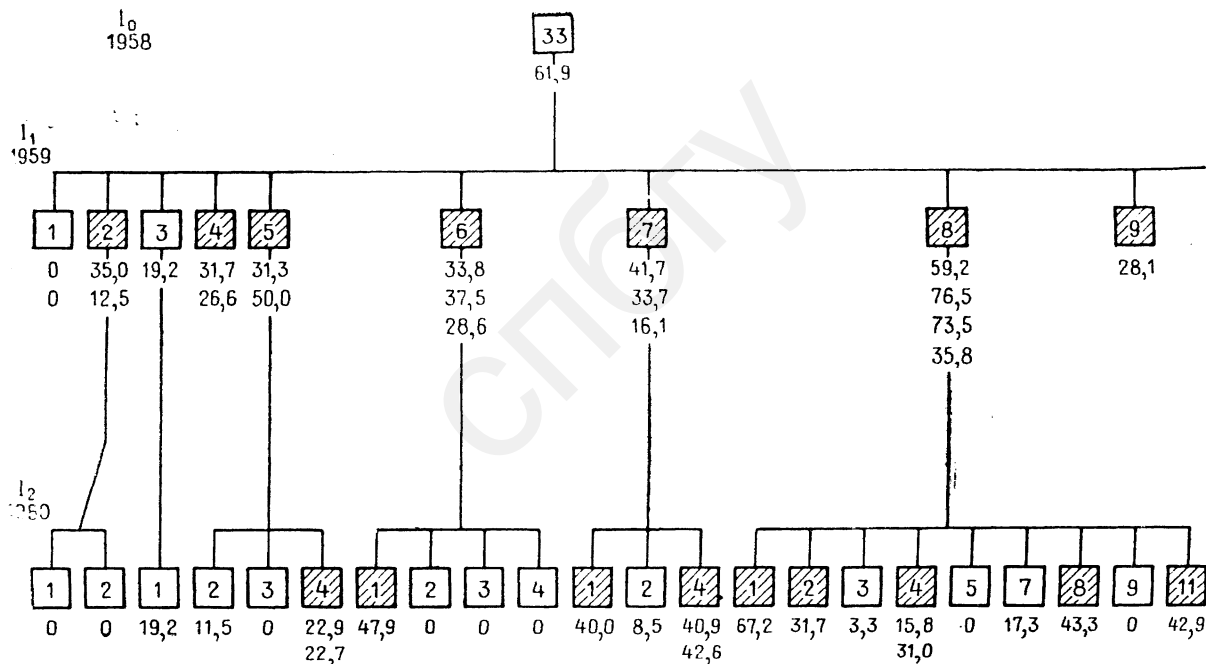


Рис. 23. Родословная инцукт-потомств от растений из популяции сорта Вятка.

Приведены результаты индивидуального анализа автофертильности (в %) и жизнеспособности в каждом колосе при изоляции одного из гомологичных хромосом (в %).



1958

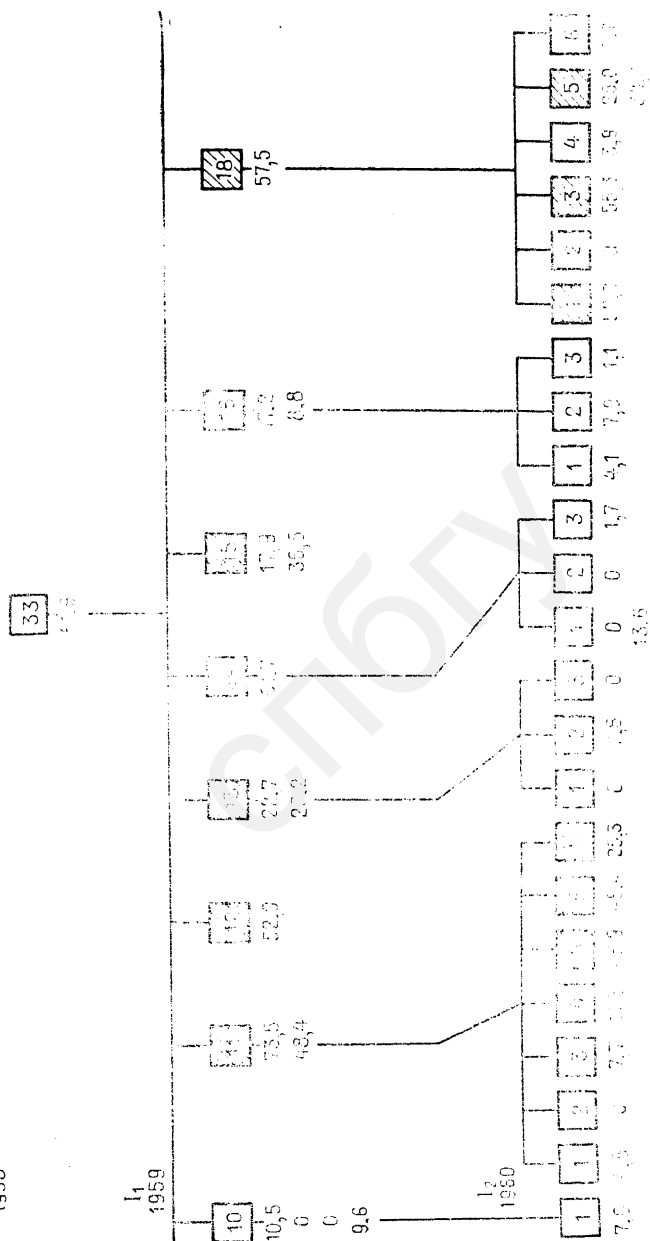


Рис. 23 (продолжение).

10
1958

I,
1959

I₂
194

38

619

34

0

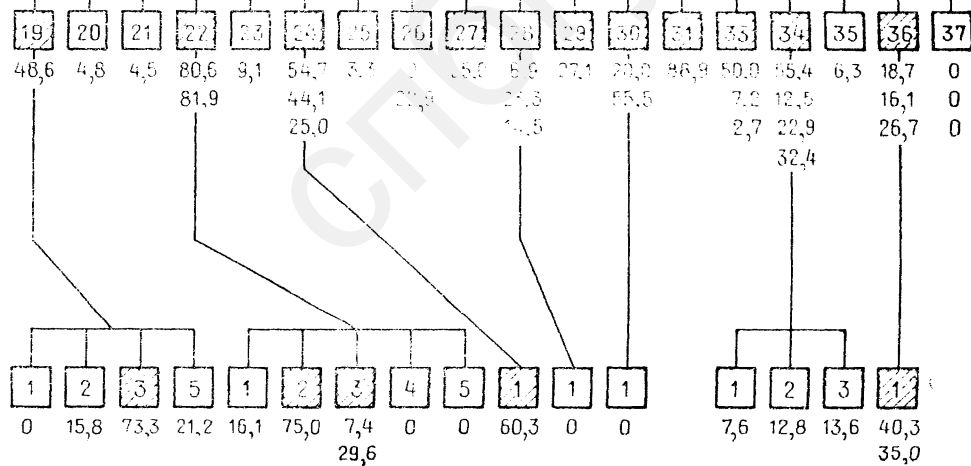


Рис. 23 (продолжение)

чем у родительского растения I_1 (6,2—23,1%). В семье I_1 , происходящей от растения 32 из сорта Вятка (рис. 23), одно растение из 12 завязало в одном колосе 42,9% семян, что заметно выше автофертильности родительского растения (19,4%). В потомстве этого исключительного растения I_1 проанализировано лишь одно растение I_2 , не завязавшее зерен в одном изолированном колосе. Можно предполагать, что завязываемость 42,9% у одного растения I_1 в данной семье — это результат модификационной изменчивости у генотипически слабо автофертильного растения.

Общий анализ родословных показывает также, что в гибридных потомствах от растений с высокой автофертильностью (более 30% и особенно — более 50%) обычно значительная часть растений (иногда — почти все) оказывается также с высокой автофертильностью. Такая неоднородность потомства высокоавтофертильных растений может определяться несколькими причинами. Во-первых, некоторые растения, воспринимаемые как автостерильные или слабо автофертильные по результатам завязывания в одном изолированном колосе, могут на самом деле быть «непроявленными» высокоавтофертильными за счет модификационной изменчивости. Однако ряд таких растений в большой семье I_1 , происходящей от автофертильного растения № 32 из Вятки (рис. 23), проверен по потомству в I_2 , и во всех случаях подтвердилась низкая автофертильность.

Второй причиной может быть расщепление по рецессивным факторам, способным в гомозиготном состоянии подавлять эффект аллелей генов, определяющих высокую автофертильность. Возможно, что подобные модифицирующие факторы принимают участие и в детерминации разных количественных уровней автофертильности среди растений с низкой автофертильностью, о чем шла речь выше.

Рассмотрим теперь исключительные случаи, когда в потомстве автостерильных растений и слабоавтофертильных появляются растения с высокой автофертильностью. На рис. 22 обозначены три случая, а на рис. 23 — два таких случая. Когда такие растения были выявлены в I_1 , дальнейший анализ показал, что их потомства I_2 содержат не менее половины растений с высокой автофертильностью. Такие высокоавтофертильные растения довольно регулярно появляются в потомстве растений с низкой автофертильностью. Лундквист [Lundqvist, 1958, 1960] отмечает, что частота появления высокоавтофертильных растений несколько выше в потомстве растений с самым низким уровнем автофертильности. Нам представляется весьма вероятным предложенное Лундквистом объяснение этого явления за счет возникновения мутаций в основных генах, контролирующих у ржи реакцию несовместимости. У растений, несущих такую неактивную мутантную аллель, механизм не-

совместимости блокируется. Это возможно, если мутация является доминантной и генотип растения определяет характер поведения всех пыльцевых зерен при самоопылении (спорофитный контроль несовместимости). При этом можно объяснить появление слабо автофертильных растений в инбредных потомствах высокоавтофертильных как результат расщепления гетерозиготы по такой мутантной аллели.

Если же контроль несовместимости осуществляется по типу гаметофитного (т. е. поведение пыльцевых зерен при самоопылении контролируется той аллелью гена несовместимости, которую каждое из них несет), то автофертильность гетерозигот по мутантной неактивной аллели объясняется не ее доминантностью, а наличием у растения 50% пыльцевых зерен, несущих мутантную аллель и потому способных осуществить оплодотворение при самоопылении. Только за счет таких пыльцевых зерен и осуществляется завязывание при самоопылении гетерозигот по мутантной аллели и потому в их инбредных потомствах ожидается наличие только автофертильных растений.

Таким образом, предполагая, что появление высокоавтофертильных растений в инбредных потомствах слабо автофертильных растений — это результат активирования мутантной аллели одного из основных генов, детерминирующих автостерильность, то можно попытаться приблизительно оценить частоту таких мутаций.

Если предположить, что при анализе о гаметофитном контроле несовместимости в основном частоту появления мутантных пыльцевых зерен, то можно считать, что такие мутантные пыльцевые зерна имеют при осуществлении самоопыления идеальный селективный эффект (рыльце собственного растения) для своего выявления. У 22 проанализированных по потомству растений 1_a и 1_b с низкой автофертильностью (рис. 22) было изолировано 49 колосцев. Приняв, что в каждом колосце было в среднем по 50 цветков, получаем всего 2450 изолированных цветков. Лундквист [Lundqvist, 1960] считает возможным оценить количество пыльцевых зерен на рыльце каждого цветка от 100 до 1600. Следовательно, три зарегистрированных на рис. 22 четких случая появления высокоавтофертильных растений в инбредных потомствах от низкоавтофертильных приходится на проанализированные нами, как минимум, $2450 \times 100 = 245000$ пыльцевых зерен. Если появление автофертильных растений — это результат возникновения мутаций в пыльцевых зернах, то их частота $3/245000 = 1,2 \cdot 10^{-5}$ или $1,2 \cdot 10^{-6}$ (если принять предположение о 1000 пыльцевых зерен на рыльце пестика).

Такой же расчет мы провели и по сорту Вятка — (по данным на рис. 23). Расчет дает оценку частоты возникновения неактивных мутаций в пыльцевых зернах $2/236500 = 0,84 \cdot 10^{-5}$ или $0,84 \cdot 10^{-6}$. Мы, однако, считаем, что эти величины также

должны быть несколько скорректированы исходя из того, с какой вероятностью завязываются зерна при самоопылении также вполне мощных гибридных автофертильных растений. Такие данные из наших исследований будут приведены на с. 162. На основе этих данных (см. табл. 25) можно приять в среднем автофертильность гибридов F_1 равной 40%. Тогда оценки частоты мутаций в пылевых зернах оказываются на уровне $2,1-3 \cdot 10^{-5}-10^{-6}$. Приблизительно такую же оценку частоте мутаций в пылевых зернах дает Лундквист [Lundqvist, 1958, 1966].

Подобные родословные гибридных поколений мы встретили лишь в двух работах [Агеев, 1929; Heribert-Nilsson, 1953], и на основе их данных провели соответствующие расчеты частот мутаций. По данным Хериберта-Нильсона, она оказалась равной $1,21 \cdot 10^{-5}-10^{-6}$, по данным К. Ф. Агеева — $4,6 \cdot 10^{-5}-10^{-6}$ (без поправки на автофертильность гибридов F_1). Появление растений с автофертильностью 76,1 и 76,8% в потомстве растений с автофертильностью 2,1 и 7,5% отмечено в родословных двух линий риса [Peterson, 1934]. Нельзя полностью исключить возможность появления таких «активных» мутаций основных генов гомологичных хромосом в мейозисах или мейотических, однако по малой вероятности мутаций соответствующий процент соматических мутаций будет не очень высок.

Факт появления высокоавтофертильных растений в гибридных потомствах слабоавтофертильных можно объяснить, исходя из предположения о том, что на крайнем пороге стерильности автостерильные и слабоавтофертильные растения могут содержать фактор или факторы автофертильности, но привносимые из-за действия доминантных или полудоминантных супрессоров. В потомстве таких слабоавтофертильных растений могут возникнуть особи, homozygотные по рецессивным аллелям генов-супрессоров и, следовательно, высокоавтофертильные. Такие высокоавтофертильные растения при скрещивании с автостерильными должны вести себя как рецессивные формы и давать автостерильные гибриды. Лундквист [Lundqvist, 1960, 1966] считает это объяснение маловероятным, поскольку такое возникновение высокоавтофертильных растений ожидалось бы с очень малой частотой и в потомстве очень слабоавтофертильных растений (завязывающих при самоопылении 0,1—5,6% зерен), и в потомстве растений с немного более высокой автофертильностью (от 5,1 до 10,0%). Вместе с тем в гибридных потомствах растений первого типа высокоавтофертильные растения появляются несколько чаще. По-видимому, такие растения — все же результат возникновения мутаций в пылевых зернах, для которых в пестиках наиболее строго автостерильных растений создается наилучший провокационный фон для их обнаружения.

Предложенная И. М. Суриковым [1972а, б, в] гипотеза о

множественных генах, контролирующих реакцию несовместимости, не разработана автором настолько, чтобы за счет расщепления по этим множественным генам, для каждого из которых предполагается слабое положительное (доминантная аллель) или отрицательное (рецессивная аллель) действие на жизнеспособность мужского гаметофита при его попадании на рыльца того или иного генотипа, можно было объяснить резкое различие в автофертильности между родительским растением и его автофертильным потомком (например, 0—11,5% и 78,9—94,4%, 2,5 и 56,5—78,6% — см. рис. 22; 1,9% и 26,8—83,3% — см. рис. 23).

По гипотезе И. М. Сурикова, пыльцевые зерна, содержащие доминантные аллели большей части предполагаемых гаметофитных генов, могут действительно составлять очень малую часть пылцы очень сложной гетерозиготы. Однако такая гетерозигота неизбежно должна образовывать также до 16—20% пыльцевых зерен с несколько меньшим числом доминантных аллелей, которые, согласно гипотезе, также должны быть способны производить оплодотворение при самоопылении. Следовательно, родительское растение не может проявлять такую малую степень автофертильности.

Итак, анализ инбредных потомств показывает, что выявляемое в популяциях ржи разнообразие по степени автофертильности растений имеет в своей основе генотипическое разнообразие. Вместе с тем, модифицирующее влияние условий среды приводит к трансгрессиям в проявлении автофертильности различными генотипами. Анализ инбредных потомств неизбежно приводит к некоторым гипотезам о характере генетической детерминации, автостерильности и автофертильности у ржи. Следующий раздел будет посвящен рассмотрению экспериментального материала, лежащего в основе современных представлений о генетической детерминации несовместимости у ржи.

3. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ НЕСОВМЕСТИМОСТИ

Исследование механизма генетического контроля несовместимости у ржи проводилось на основе сведений о том, какова генетическая основа несовместимости у разных видов перекрестноопыляющихся растений. Подобные сведения уже имелись к началу пятидесятих годов нашего века.

У цветковых растений несовместимость контролируется множественноаллельным геном *S* и в зависимости от времени действия этого гена в онтогенезе разделяется на гаметофитную и спорофитную. Гаметофитная система несовместимости характеризуется независимым действием аллелей гена *S* в пыльце и тканях пестика, а для спорофитной свойственны различные взаимодействия между аллелями, в том числе и доминантно-рецессивные [см. обзор: Суриков, 1972 а].

Таблица 21. Частота совместимых комбинаций при скрещиваниях растений в семьях I_1 между собой ($I_1 \times I_1$) и при реципрокных скрещиваниях их с растениями родительских клонов ($P \times I_1$ и $I_1 \times P$) [по: Lundqvist, 1954]

Номер родитель- ского клона	Автофертильность клонов, %		Типы скрещиваний								
			$I_1 \times P$			$P \times I_1$			$I_1 \times I_1$		
	1952 г.	1953 г.	изучено комбина- ций	из них совмести- мых	% совме- стных	изучено комбина- ций	из них совмести- мых	% совме- стных	изучено комбина- ций	из них совмести- мых	% совме- стных
1	2,65	0	10	9	90				8	6	75
2	2,05								7	5	71
3	0,31	0	5	2	40				21	8	38
4	1,64	0,76	13	10	77				10	2	20
5	0,64	0	13	10	77	7	0	0	12	10	83
6	1,48	1,28	6	4	67	1	0	0	7	4	57
9	1,73								16	13	81
13	0,60								18	9	50
14	1,32								5	3	60
15	1,68	1,49	13	9	69	1	0	0			
16	1,14	5,23	14	10	71	8	0	0	8	7	88
17	0,66	0,28	8	6	75	5	0	0	4	2	50
18	0,22	0,14	2	2	100				1	1	100
20	5,11	5,49	12	10	83	8	0	0	4	2	50
21	11,31	13,37	15	13	87	8	0	0	6	3	50
Всего			111	85	77	38	0	0	127	75	59

Приступая к изучению генетической системы несовместимости у ржи, Лундквист [Lundqvist, 1954] исследовал, какое количество интратерильных, интерфертильных групп растений можно выявить в пределах семьи I_1 , полученной от самонесовместимого (автофертильного) растения. Наличие генов несовместимости, естественно, препятствует образованию зерен при самоопылении. Однако влияние модифицирующих генов и особенно — условий среды может обеспечить завязывание небольшого количества зерен. Лундквист применил клонирование и при самоопылении в клонах получил семена для анализа семей I_1 (табл. 21). Осуществление затем 127 скрещиваний между растениями в пределах семей I_1 показало, что только 59% из них оказались совместимыми. При моногенном гаметофитном контроле несовместимости ожидалось лишь $3/8=37,5\%$ совместимых скрещиваний между растениями в семьях I_1 , а при моногенном спорофитном контроле — 37,5 или 12,5% (табл. 22). Вместе с тем если предполо-

Таблица 22. Ожидаемая частота совместимых комбинаций при скрещивании растений в семье I_1 , полученной от самонесовместимого растения S^{12} при гаметофитном и спорофитном контроле несовместимости

	Гаметофитный контроль				Спорофитный контроль			
	I_1	I_2	I_3	I_4	I_1	I_2	I_3	I_4
$I_1 S^{12}$		$\frac{c}{1/8}$	$\frac{c}{1/8}$			$\frac{c}{1/16}$		$\frac{c}{1/16}$
$I_2 S^{12}$						$\frac{c}{1/8}$		
$I_4 S^{12}$	$\frac{c}{1/16}$	$\frac{c}{1/3}$		$\frac{c}{1/16}$			$\frac{c}{1/16}$	

ложить, что несовместимость определяется комплексным взаимодействием двух независимо наследующихся генов (S и Z), то ожидаемая частота совместимых скрещиваний между растениями в семьях I_1 должна составить при гаметофитном контроле 60,9%, а при спорофитном контроле — 60,9 или 23,5% (табл. 23). Лундквист кроме скрещиваний между растениями в пределах семей I_1 провел реципрокные скрещивания между растениями I_1 и их исходными родительскими клонами ($P \times I_1$ и $I_1 \times P$). Скрещивания типа $P \times I_1$ должны быть несовместимыми и при гаметофитном, и при спорофитном контроле несовместимости с независимым действием аллелей, поскольку в тканях пестика в цветках исходного клона содержатся все аллели гена (или генов) несовместимости, которые могут присутствовать у растений I_1 . Вместе с тем при спорофитном контро-

ле с доминированием одних аллелей над другими можно было бы ожидать 25% совместимых скрещиваний типа $P \times I_1$ при моногенном контроле и 43,8% — при дигенном (например, в семье I_1 от растения $S^{1,2}$ должно быть 3 генотипа: $S^{1,2}$, $S^{1,1}$ и $S^{2,2}$, и при доминировании S^1 над S^2 скрещивание — ♀ родительское $S^{1,2} \times \delta S^{2,2}$ должно быть совместимым). Приведенные в табл. 21 результаты 38 скрещиваний $P \times I_1$ показали их полную несовместимость. На этом основании можно считать, что контроль несовместимости у ржи, очевидно, осуществляется не по типу спорофитного с доминированием одних аллелей над другими.

Рецессивные скрещивания типа $I_1 \times P$ должны быть несовместимыми в случае спорофитного контроля несовместимости при равновесном действии аллелей гена (или генов) несовместимости. Приведенные в табл. 21 результаты совершенно не отвечают такому теоретически ожидаемому. Следовательно, и этот механизм следует отвергнуть при выяснении генетического контроля несовместимости у ржи.

При спорофитном контроле несовместимости с наличием доминантных и рецессивных аллелей ожидается, что 25% (моногенный контроль) или 43,8% (дигенный контроль) скрещиваний типа $I_1 \times P$ должны быть совместимыми; при гаметофитном контроле их должно быть 50% (моногенный контроль) или 75% (дигенный контроль). Изучение 111 скрещиваний типа $I_1 \times P$ (табл. 21) показало, что 77% из них совместимы.

Таким образом, полученные Лундквистом данные свидетельствуют в пользу предположения о том, что несовместимость у ржи контролируется комплементарным взаимодействием аллелей двух генов (S и Z) в мужском гаметофите — пыльцевом зерне.

Роднес Лундквист [Lundqvist, 1956] провел дальнейшие исследования с двумя семьями I_1 — семьей № 10, полученной от клона № 21 и семьей № 3, полученной от клона № 16, в пределах которых им было проведено 41 скрещивание между 10 растениями семьи № 10 и 57 скрещиваний между 14 растениями семьи № 3. Совместимыми из них оказались 52,1% скрещиваний в семье № 10 и 61,5% скрещиваний в семье № 3. По результатам этих скрещиваний растения в каждой семье разделились на 6 интрастерильных — интерфертильных групп. Эти результаты подтвердили сделанный ранее вывод о дигенном контроле несовместимости у ржи, поскольку при моногенном контроле число групп в инцухт-потомстве самонесовместимого растения не должно быть больше трех (см. табл. 22 и 23). Кроме того, эти результаты показали, что оба исходных клона — дигетерозиготы типа $S^{1,2} Z^{3,4}$.

Лундквист сопоставил результаты, полученные им при изучении семей I_1 № 10 и № 3, с теоретически ожидаемыми показателями в случае различных вариантов спорофитного диген-

Таблица 23. Ожидаемая частота совместимых комбинаций при скрещивании растений в семье 1, полученной от самонесовместимого растения $S^{1,2}Z^{3,4}$ при гаметофитном и спорофитном контроле несовместимости (гены S и Z наследуются независимо)

♀	♂	1/4 $S^{1,2}Z^{3,4}$	1/8 $S^{1,2}Z^{3,3}$	1/8 $S^{1,2}Z^{4,4}$	1/8 $S^{1,1}Z^{3,4}$	1/8 $S^{2,2}Z^{3,4}$	1/16 $S^{1,1}Z^{3,3}$	1/16 $S^{1,1}Z^{4,4}$	1/16 $S^{2,2}Z^{3,3}$	1/16 $S^{2,2}Z^{4,4}$
I. Гаметофитный контроль										
1/4 $S^{1,2}Z^{3,4}$										
1/8 $S^{1,2}Z^{3,3}$	$\frac{c}{1/32}$		$\frac{c}{1/64}$	$\frac{c}{1/64}$	$\frac{c}{1/64}$			$\frac{c}{1/128}$		$\frac{c}{1/128}$
1/8 $S^{1,2}Z^{4,4}$	$\frac{c}{1/32}$	$\frac{c}{1/64}$		$\frac{c}{1/64}$	$\frac{c}{1/64}$		$\frac{c}{1/128}$		$\frac{c}{1/128}$	
1/8 $S^{1,1}Z^{3,4}$	$\frac{c}{1/32}$	$\frac{c}{1/64}$	$\frac{c}{1/64}$		$\frac{c}{1/64}$				$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$
1/8 $S^{2,2}Z^{3,4}$	$\frac{c}{1/32}$	$\frac{c}{1/64}$	$\frac{c}{1/64}$	$\frac{c}{1/64}$		$\frac{c}{1/128}$		$\frac{c}{1/128}$		
1/16 $S^{1,1}Z^{3,3}$	$\frac{c}{1/64}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$			$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$
1/16 $S^{1,1}Z^{4,4}$	$\frac{c}{1/64}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/256}$		$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$
1/16 $S^{2,2}Z^{3,3}$	$\frac{c}{1/64}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$		$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$
1/16 $S^{2,2}Z^{4,4}$	$\frac{c}{1/64}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$		$\frac{c}{1/256}$
II. Спорофитный контроль, $S^1 > S^2$, $Z^3 > Z^4$										
1/4 $S^{1,2}Z^{3,4}$			$\frac{c}{1/32}$		$\frac{c}{1/32}$			$\frac{c}{1/64}$	$\frac{c}{1/64}$	$\frac{c}{1/64}$
1/8 $S^{1,2}Z^{3,3}$			$\frac{c}{1/64}$		$\frac{c}{1/64}$			$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$
1/8 $S^{1,2}Z^{4,4}$	$\frac{c}{1/32}$	$\frac{c}{1/64}$		$\frac{c}{1/64}$	$\frac{c}{1/64}$	$\frac{c}{1/128}$		$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$
1/8 $S^{1,1}Z^{3,4}$			$\frac{c}{1/64}$		$\frac{c}{1/64}$		$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$
1/8 $S^{2,2}Z^{3,4}$	$\frac{c}{1/32}$	$\frac{c}{1/64}$	$\frac{c}{1/64}$	$\frac{c}{1/64}$		$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$
1/16 $S^{1,1}Z^{3,3}$			$\frac{c}{1/128}$		$\frac{c}{1/128}$		$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$
1/16 $S^{1,1}Z^{4,4}$	$\frac{c}{1/64}$	$\frac{c}{1/128}$		$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/256}$		$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$
1/16 $S^{2,2}Z^{3,3}$	$\frac{c}{1/64}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$		$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$
1/16 $S^{2,2}Z^{4,4}$	$\frac{c}{1/64}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$
III. Спорофитный контроль, независимое действие аллелей генов S и Z										
1/4 $S^{1,2}Z^{3,4}$										
1/8 $S^{1,2}Z^{3,3}$			$\frac{c}{1/64}$					$\frac{c}{1/128}$		$\frac{c}{1/128}$
1/8 $S^{1,2}Z^{4,4}$		$\frac{c}{1/64}$				$\frac{c}{1/128}$		$\frac{c}{1/128}$		$\frac{c}{1/128}$
1/8 $S^{1,1}Z^{3,4}$					$\frac{c}{1/64}$			$\frac{c}{1/128}$		$\frac{c}{1/128}$
1/8 $S^{2,2}Z^{3,4}$				$\frac{c}{1/64}$		$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$		$\frac{c}{1/128}$	
1/16 $S^{1,1}Z^{3,3}$			$\frac{c}{1/128}$		$\frac{c}{1/128}$		$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$
1/16 $S^{1,1}Z^{4,4}$		$\frac{c}{1/128}$			$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/256}$		$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$
1/16 $S^{2,2}Z^{3,3}$			$\frac{c}{1/128}$	$\frac{c}{1/128}$		$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$
1/16 $S^{2,2}Z^{4,4}$		$\frac{c}{1/128}$		$\frac{c}{1/128}$		$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$	$\frac{c}{1/256}$

Таблица 24. Возможные механизмы генетического контроля совместности и ожидаемые характеристики совместности между растением семьи I₁ и гибридом F₁ от скрещивания этого растения (по: Lundqvist, 1956)

Гены	X Z	X Z	X	X	X	X	X	X Z	X Z	X Z	Семья I ₁ № 10	Семья I ₁ № 3
Система контроля	Gm Gm	Gm Gm	Cn Cn	Cn Cn	Cn Cn	Cn Cn	Cn Cn	Cn Gm	Cn Gm	Cn Gm		
Взаимодействие аллелей	—	—	Нз	Нз	Нз	—	—	Нз	Нз	Д		
Требуемая идентичность аллелей в пыльцевом зерне с аллелями в пестике	1+1	1	Вс + вс	1+1	1	1	1	Вс + 1	1+1	1+1		
Возможное количество генотипов в семье I ₁	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	6	6
Процент совместимых комбинаций при скрещиваниях между растениями в семье I ₁	60,7	48,1	44,4	44,4	44,4	44,4	44,4	44,4	44,4	44,4	52,1	61,5
Наличие односторонней совместности	+	+	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
Корреляция между совместностью растений в реципрочных скрещиваниях с другими растениями семьи I ₁	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0,21	-0,37

Примечание: I₁ — растение, контролирующее совместность; Cn — ген системы контроля совместности; Нз — наличие пыльцы.

ного, гаметофитного дигенного контроля несовместимости, а также в случаях гаметофитного эффекта одного гена и спорофитного эффекта другого (табл. 24). Оказалось, что четыре разных генетических механизма могли бы объяснить результаты, полученные по семьям № 10 и № 3: 1) дигенный гаметофитный контроль, 2) дигенный спорофитный контроль с независимым действием аллелей, 3) гаметофитный эффект одного гена + спорофитный эффект другого гена при независимом действии аллелей, 4) гаметофитный эффект одного гена + спорофитный эффект другого гена при наличии доминантных и рецессивных аллелей.

Механизм дигенного спорофитного контроля с независимым действием аллелей не может быть принят, поскольку он не согласуется с результатами, полученными Лундквистом [Lundquist, 1954]

Предположение о двух вариантах гаметофитно-спорофитного механизма Лундквист проверял путем исследования потомств от скрещиваний $I_1 \times \delta P$. Такие совместимые скрещивания могут получиться, только если взяты растения I_1 , гомозиготные по аллелям обоих генов (растения гом гом), или мультигетерозиготные (растения гом гет). Выше уже отмечено, что была установлена дигетерозиготность обоих родительских клонов (растения гет гет).

Если принять предположение о механизме: спорофитный контроль с независимым действием аллелей (S) + гаметофитный контроль (Z), то скрещивания гом гом \times гет гет и гом гет \times гет гет должны дать соответственно 2 и 3 генотипа в потомствах. Например, в скрещивании $S^{1,1} Z^{3,3} \times S^{1,2} Z^{3,4}$ функционирует только пыльца $S^1 Z^1$ и $S^2 Z^4$, давая два класса растений: $S^{1,1} Z^{3,4}$ и $S^{1,2} Z^{3,1}$.

В скрещивании тина гом гет \times гет гет $S^{1,2} Z^{3,3} \times S^{1,1} Z^{3,4}$ функционируют такие же пылевые зерна: $S^1 Z^1$ и $S^2 Z^4$, давая в потомстве 3 класса растений: $S^{1,1} Z^{3,1}$, $S^{1,2} Z^{3,1}$ и $S^{2,2} Z^{3,1}$. В потомствах первого типа все растения несовместимы друг с другом в любых сочетаниях, в потомствах второго типа только растения $S^{1,1} Z^{3,1}$ и $S^{2,2} Z^{3,1}$ реципрокно совместимы. Важно, однако, то, что в потомствах от совместимых скрещиваний $I_1 \times \delta P$ Лундквист получал не только реципрокно совместимые сочетания, но и односторонне совместимые. Этот факт позволяет заключить, что первый вариант спорофитно-гаметофитного механизма несовместимости не может лежать в основе генетики несовместимости у ржи.

Второй вариант такого механизма: спорофитный контроль с наличием доминантных и рецессивных аллелей (S) + гаметофитный контроль (Z). Скрещивания $I_1 \times P$ типов гом гом \times гет гет и гом гет \times гет гет дают до 4—6 групп растений (генотипов) в потомствах. Например, при доминировании S^2 над S^1

в скрещивании $S^{1.1}Z^{3.3} \times S^{1.2}Z^{3.4}$ функционируют все 4 типа пыльцевых зерен: S^1Z^3 , S^1Z^4 , S^2Z^3 и S^2Z^4 , давая 4 типа потомков: $S^{1.1}Z^{3.3}$, $S^{1.1}Z^{3.4}$, $S^{1.2}Z^{3.3}$ и $S^{1.2}Z^{3.4}$. В таком потомстве возможны 4 типа реципрокно совместимых скрещиваний: $S^{1.1}Z^{3.3} \times S^{1.2}Z^{3.3}$, $S^{1.1}Z^{3.3} \times S^{1.2}Z^{3.4}$; $S^{1.2}Z^{3.3} \times S^{1.1}Z^{3.4}$, $S^{1.1}Z^{3.4} \times S^{1.2}Z^{3.4}$. Пример скрещивания $\varphi I_1 \times \delta P$ типа гом гет \times гет гет — $S^{1.1}Z^{3.4} \times S^{1.2}Z^{3.4}$. В этом скрещивании также функционируют все 4 типа пыльцевых зерен, давая 6 типов растений в потомстве: $S^{1.1}Z^{3.3}$, $S^{1.1}Z^{3.4}$, $S^{1.2}Z^{3.3}$, $S^{1.2}Z^{3.4}$, $S^{1.1}Z^{4.4}$, $S^{1.2}Z^{4.4}$. В таком потомстве возможны 6 типов реципрокно совместимых скрещиваний.

При механизме дигенного гаметофитного контроля скрещивания $\varphi I_1 \times \delta P$ типа гом гом \times гет гет и гом гет \times гет гет дают по 3 генотипических класса в каждом потомстве. Например, при скрещивании $S^{1.1}Z^{3.3} \times S^{1.2}Z^{3.4}$ функционируют 3 типа пыльцевых зерен: S^1Z^4 , S^2Z^3 и S^2Z^4 . При этом потомство состоит из трех классов: $S^{1.1}Z^{3.4}$, $S^{1.2}Z^{3.3}$ и $S^{1.2}Z^{3.4}$. Эти растения дают только одну реципрокно совместимую комбинацию $S^{1.1}Z^{3.4} \times S^{1.2}Z^{3.3}$. В скрещивании типа гом гет \times гет гет — $S^{1.1}Z^{3.4} \times S^{1.2}Z^{3.4}$ функционируют только пыльцевые зерна S^2Z^3 и S^2Z^4 , при этом потомство также представлено тремя классами растений: $S^{1.2}Z^{3.4}$, $S^{1.2}Z^{3.3}$ и $S^{1.2}Z^{4.4}$. В таком потомстве возможна одна реципрокно совместимая комбинация — $S^{1.2}Z^{3.4} \times S^{1.2}Z^{4.4}$.

Лундквист, изучая потомства от скрещиваний $I_1 \times \delta P$, обнаружил потомств с 6 классами растений, как ожидалось бы на основе рассмотренного спорофитно-гаметофитного контроля несовместимости. Таким образом, наиболее вероятный механизм генетического контроля несовместимости у ржи — дигенный гаметофитный. Лундквист [Lundqvist, 1956] отмечает, что следствием гаметофитного контроля несовместимости должно быть в отдельных скрещиваниях выпадение некоторых генотипических классов в потомстве вследствие невозможности участия в оплодотворении определенных классов пыльцевых зерен. Получение данных об изменении в некоторых скрещиваниях характера наследования маркерного признака в случае сцепления гена, определяющего этот признак, с геном S или Z послужило бы дополнительным подтверждением гаметофитного контроля несовместимости у ржи. В главе 8 эти вопросы будут нами рассмотрены более подробно.

Следует подчеркнуть особенности материала, полученного и использованного Лундквистом в рассмотренных исследованиях. Он сосредоточил свое внимание на тщательном анализе отдельных семей I_1 , полученных им от немногих автостерильных растений. Исследование совместимости между растениями од-

ной такой семьи I_1 ограничивает исследуемое разнообразие максимум двумя аллелями по каждому из двух основных генов. Это облегчает расчет теоретически ожидаемых вариантов и их экспериментальную проверку, облегчает идентификацию генотипов конкретных растений в семьях F_1 и определение генотипов исходных клонов. Клонирование исходных растений также имело чрезвычайно большое значение. Оно не только позволило получить достаточное количество зерен от самоопыления для анализа семей I_1 , но дало возможность сохранить исходный генотип в течение нескольких (двух-трех) лет и провести чрезвычайно важные скрещивания $P \times I_1$ и $I_1 \times P$.

Итак, самонесовместимость (автостерильность) и перекрестная несовместимость у ржи имеет место в результате совпадения аллелей генов S и Z в пыльцевом зерне с такими же аллелями обоих этих генов в клетках тканей пестика. Специфичность поведения пыльцевого зерна в тканях пестика определенного генотипа определяется комплементарным взаимодействием тех аллелей генов S и Z , которые несет это пыльцевое зерно. Наблюдаемая в популяциях ржи высокая степень перекрестной совместимости объясняется предположением о существовании по каждому из генов S и Z большой серии множественных аллелей. Предполагается, что популяции ржи высоко полиморфны, содержат группы различных генотипов, отличающихся аллелями генов S и Z . По расчетам Лундквиста [Lundqvist, 1961], при наличии в популяции ржи 10 разных аллелей по каждому из генов S и Z при равных частотах их представленности в популяции в ней возможно при перекрестном опылении менее 5% несовместимых комбинаций между пыльцевым зерном и тканями пестика.

Одновременно с первым сообщением о диаллельном контроле несовместимости у ржи [Lundqvist, 1954] Лундквист провел аналогичное исследование с автостерильными растениями одной семьи I_1 овсяницы *Festuca pratensis* [Lundqvist, 1955] и получил сходные результаты. Это позволило ему прийти к заключению о том, что и у данного вида самонесовместимость контролируется двумя генами, аллели которых комплементарно взаимодействуют в пыльцевых зернах, определяя их поведение в тканях пестика. Несколько позже [Nauman, 1956] было сделано такое же заключение о генетической системе, контролирующей несовместимость у канареечника *Phalaris coerulescens*. Хейман провел анализ совместимости между растениями в потомствах, происходивших от скрещивания между двумя автостерильными растениями, используя оригинальный метод. После опыления кастрированных цветков пылью от определенного растения через 20 ч рыльца пестиков окрашивали хлопковым синим и оценивали процент совместимых пыльцевых зерен (они через 20 ч оказывались пустыми и не окрашивались, так как все их содержимое перешло уже в пыльцевую

трубку); несовместимые пыльцевые зерна, не давшие пыльцевых трубок, оказывались окрашенными. Метод имеет преимущество наглядности в определении доли совместимой пыльцы при определенном скрещивании.

Лундквист модифицировал его, рекомендовал помещать в чашку Петри пестики от анализируемых растений и опылять их пылью от определенного растения, а затем вести подсчет доли совместимых (неокрашивающихся) пыльцевых зерен. Таким способом он, как и Хейман, провел анализ совместимости растений в потомстве от скрещивания двух автостерильных растений ячменя *Hordeum bulbosum* [Lundqvist, 1962a] и на основе полученных результатов пришел к выводу о том, что и у этого вида имеет место дигенный гаметофитный контроль несовместимости. Правда, использование этого метода для изучения генетического контроля несовместимости у ежи *Dactylis glomerata* [Lundqvist, 1969] и райграса *Lolium perenne* [Hayward, Wright, 1971] дало трудно интерпретируемые результаты. Тем не менее не исключено, что действительно имеет место довольно четкий параллелизм в отношении генетического механизма, детерминирующего несовместимость у изученных перекрестноопыляющихся видов злаков. В ряду этих видов рожь исследована наиболее тщательно, и вывод о генетическом контроле несовместимости у ржи обоснован наиболее детально.

При более широком рассмотрении параллелизма генетической детерминации несовместимости некоторое время схема дигенного контроля, свойственная злакам, казалась своеобразной, поскольку у большинства изученных видов из других семейств с гомоморфной несовместимостью был установлен моногенный контроль. Затем стали появляться работы, в которых и у других видов было выявлено, что внутривидовая несовместимость детерминируется двумя или даже большим числом генов. Обсуждая эти результаты, Лундквист [Lundqvist, 1975] склоняется к тому, что сложные, немногочисленные генетические системы, контролирующие несовместимость у покрытосеменных растений, — это скорее правило, чем исключение. В этом сообщении он замечает, что некоторые факты позволяют предполагать наличие третьего гена у ржи, существенным образом влияющего на осуществление реакции несовместимости. Однако эти факты не приводит и сколько-нибудь детально не обсуждает. Самое представление об определении таких признаков, как автостерильность и перекрестная несовместимость многими генами, кажется вполне обоснованным, если учесть, сколько биологических процессов может быть нарушено от момента опыления до формирования зрелого семени. Нарушение любого процесса скажется на конечном показателе — завязывании семян. При этом все этапы до кариогамии могут контролироваться принципиально таким же образом, как это было

показано для генов *S* и *Z* у ржи, а этапы после карпогамии — по типу эмбриональных леталей. Так или иначе, мы выявляем лишь те гены, различные аллели которых мы можем проанализировать в скрещиваниях методом генетического анализа. Чем большее наследственное разнообразие по совместимости — несовместимости подвергается анализу, тем больше вероятность выявить все основные гены, контролирующие этот важнейший физиологический признак, лежащий в основе системы полового размножения у перекрестноопыляющихся растений.

Мы уже упоминали о гипотезе И. М. Сурикова [1972а, б, в], который предположил, что самонесовместимость и перекрестная совместимость или несовместимость контролируются множественными диаллельными генами, между которыми возможны различные взаимодействия, но каждый из которых обладает сравнительно небольшим действием на жизнеспособность мужского гаметофита — пыльцевого зерна в тканях пестика определенного генотипа. К сожалению, автор использовал данную гипотезу для объяснения лишь отдельных аспектов того фактического материала, который получил он сам и который имеется в литературе. Он не провел систематического анализа всего фактического материала при последовательном использовании своей гипотезы. Нам представляется, что множественные гены, влияющие на реакцию несовместимости, существование которых предположил И. М. Суриков, действительно играют существенную роль как система модификаторов, влияющих в естественном отношении на осуществление реакции несовместимости, которую качественно определяют основные гены генов *S* и *Z*, установленных Лундквистом.

4 НАСЛЕДОВАНИЕ АВТОФЕРТИЛЬНОСТИ

Анализ родословных инбредных потомств убедительно показал наследственную природу высокоавтофертильных растений. В потомствах от них могут быть получены автофертильные самоопыленные (инбредные) линии. Мы использовали в качестве исходного материала образцы генетической коллекции и потому впервые получили автофертильные линии ржи, несущие рецессивные или доминантные аллели маркерных генов: *vi*, *erg*, *cl*, *el*, *V*, *Vs*, *N* и др. Наличие в линиях этих генетических маркеров облегчает их использование для целей генетического анализа (см. гл. VIII). Полученные нами автофертильные линии насчитывают от 2—3 до 12—14 поколений строгого инбридинга. При их получении в каждом поколении отбирали для посева семена от наиболее высокоавтофертильного растения в семье. Обращали внимание и на мощность растений (количество колосьев, число цветков в колосе). Эти линии и были использованы в скрещиваниях с автостерильными образцами

Таблица 25. Автофертильность линий и гибридов первого и второго поколения от скрещивания автостерильных форм с автофертильными линиями

№ комбинаций	Родительские формы		P ₁			F ₂			F ₃			
	♀	♂	1965	$\bar{x} \pm m$	n	1966	$\bar{x} \pm m$	$\bar{x} \pm m$	Год	n	$\bar{x} \pm m$	$\bar{x} \pm m$
1	Белозерная	Линия М	1961	1,851 ± 0,050	71	1962	1,850 ± 0,050	61,2	1962	413	1,345 ± 0,023	38,8
2	Белозерная без воск. налета	"	1961	1,850 ± 0,054	74	1962	1,850 ± 0,054	62,8	1962	567	1,106 ± 0,022	27,6
3	Карлик	"	1962	1,642 ± 0,083	41	1963	1,642 ± 0,083	53,6	1963	107	1,524 ± 0,048	47,7
4	С опуш. дв. чеш.	"	1962	1,550 ± 0,064	26	1963	1,550 ± 0,064	29,0	1963	43	1,341 ± 0,070	38,6
5	Карлик белоз. без воск. налета	Линия Ч	1965	1,158 ± 0,055	27	1966	1,158 ± 0,054	12,1	1966	90	0,540 ± 0,050	7,1
6	Черноколосая	Линия Кр	1965	0,957 ± 0,042	29	1966	0,954 ± 0,069	15,3	1966	59	0,582 ± 0,063	8,2
7	Без ресничек	Линия БВВ	1965	1,118 ± 0,111	8	1966	1,519 ± 0,043	17,4	1966	253	1,398 ± 0,030	41,5
8	Без ресничек черноколосая	"	1965	1,168 ± 0,131	11	1966	1,353 ± 0,054	39,2	1966	169	1,263 ± 0,042	34,9
9	Линия БВВ	Гибрид белозерной	1966	0,893 ± 0,116	9	1967	1,531 ± 0,035	48,0	1967	258	1,275 ± 0,024	35,4
10	Линия Ф	Черноколосая без воск. налета с красн. ризотом	1966	1,115 ± 0,18	25	1967	1,003 ± 0,113	23,1	1967	167	0,859 ± 0,039	21,3
11	То же	Белозерная без воск. налета с опуш. дв. чеш.	1966	0,847 ± 0,180	26,6	1967	1,250 ± 0,197	35,8	1967	136	1,056 ± 0,041	25,4
12	Ямочный тип	Линия БВВ	1966	0,703 ± 0,146	29	1968	1,445 ± 0,083	43,7	1968	302	1,263 ± 0,023	34,9
13	Линия Б	Ветвистоклосая без воск. налета	1966	1,098 ± 0,049	48	1968	1,610 ± 0,037	52,0	1968	584	1,437 ± 0,017	43,0
14	Без воск. налета с красн. ушками	Линия П	1966	0,744 ± 0,030	29	1967	0,534 ± 0,071	7,0	1968	266	0,280 ± 0,021	1,9
15	Белозерная без воск. налета, опуш. дв. чеш.	Линия Ф	1967	1,274 ± 0,050	16	1967	1,443 ± 0,119	43,6	1968	196	0,565 ± 0,036	21,5
16	Без ресничек	"	1967	1,387 ± 0,045	26	1967	1,387 ± 0,045	40,9	1968	451	1,173 ± 0,020	33,6

№ комбинации	Родительские формы	P ₁				P ₂			
	♀	♂	Год	$\bar{x} \pm m$	n	Год	$\bar{x} \pm m$	n	$\bar{x} \pm m$
17	Белозерная без воск. налета, с опуш. цв. чеш.	Линия Ф	1969	1,341 ± 0,121	102	1970	1,651 ± 0,034	280	1,055 ± 0,031
18	То же	Линия Ч	1969	1,587 ± 0,121	98	1970	1,339 ± 0,032	33	0,880 ± 0,084
19	Белозерная без опушения под колосом	Линия Ст191-1	1969	0,881 ± 0,147	42	1970	1,593 ± 0,082	66	1,208 ± 0,054
20	Белозерная	Линия Ку	1969	1,382 ± 0,065	132	1971	1,719 ± 0,030	170	1,190 ± 0,014
21	Карлик белоз. без воск. налета с опуш. цв. чеш.	"	1969	1,189 ± 0,069	33	1970	1,587 ± 0,045	143	1,124 ± 0,053
22	Белозерная без воск. налета	Линия Ст191-1	1969	0,831 ± 0,146	48	1971	1,564 ± 0,044	843	1,296 ± 0,018

генетической коллекции для изучения наследования автофертильности. Наряду с ними, мы использовали также линии длительного инбридинга Ст-191 — 1 и Ст-194 (I₂₀), происходящие от сорта Сталь и полученные нами из Швеции от Мюнтцинга. Автофертильность использованных в работе линий составляет в основном от 10 до 45% и лишь изредка выше или ниже.

В популяциях генетической коллекции ржи (табл. 18) большая часть растений автостерильны или завязывают при самоопылении лишь единичные зерна (не более 20%). Растения этого ср. линии обычно автофертильны. Урожайность автофертильных популяций обычно весьма высока. Скрещивания между автофертильными и автостерильными формами проведены во многих комбинациях (часть этих данных представлена в табл. 25). В большинстве комбинаций (27 из 33) гибриды первого поколения имели автофертильность выше 20%, а в 24 комбинациях автофертильность гибридов F₁ была выше 35%. В таких случаях она превышает 60%.

Таким образом, автофертильность как способность завязывать семена от самоопыления оказалась доминантным признаком.

Автофертильность на

уровне 12—15% обнаруживается у гибридов с линиями Кр и Ч, происходящими от различных образцов сорно-полевой ржи (например, комбинации 5, 6 в табл. 25). Во всех остальных случаях использование в скрещиваниях автофертильных линий дает гибриды со средней автофертильностью на уровне 20% и выше. Этот высокий уровень автофертильности растений в общем сохраняется и в F_2 (см. табл. 25), хотя средние величины для F_2 обычно несколько ниже. Частоты разных классов растений F_2 различаются значительно меньше, чем частоты разных классов растений F_1 (рис. 24, 25). Модальный класс для растений F_2 обычно находится в области меньших значений автофертильности по сравнению с модальным классом растений F_1 .

Растения F_2 гибрида между двумя автофертильными линиями характеризуются таким же уровнем автофертильности, как и растения других гибридов, у которых одна из родительских форм была автостерильной. Автофертильные гибриды сохраняют сравнительно высокий уровень автофертильности не только в F_2 , но и в последующих поколениях (рис. 24, 25). Правда, необходимо отметить, что эти последовательные поколения получают посредством инбридинга с отбором для посева в каждом поколении семян от наиболее автофертильных растений. Таким образом, F_3 , F_4 и F_5 — это совокупность инбредных семей (линий). Распределение по автофертильности растений в этих поколениях в общем характеризуется теми же особенностями, что и распределение растений в F_2 . Отличие от F_2 состоит в том, что в F_3 — F_5 обычно не обнаруживаются высокоавтофертильные растения с завязываемостью выше 80%, но это может быть результатом инбредной депрессии.

Наши данные о характере наследования автофертильности при скрещивании автостерильных форм с автофертильными линиями подтверждают результаты, полученные для таких скрещиваний другими исследователями [Peterson, 1934; Краснюк, 1936б; Heribert—Nilsson, 1953]. Мы неоднократно сообщали наши результаты о наследовании признака автофертильности в скрещиваниях [Федоров и др., 1967а, 1971а, б, 1975; Смирнов, Соснихина, 1979, 1981а]. В последние годы о доминировании признака автофертильности у гибридов F_1 между автофертильными и автостерильными формами сообщили также О. О. Кедров-Зихман и Л. Н. Понятовская [1977], И. М. Суриков [1979].

Кукук и Петерс [Kuckuck, Peters, 1979], проводя скрещивание между автостерильными формами *Secale cereale* и автофертильным видом *S. vavilovii* (syn. *S. iranicum* Kobyl.), получили автофертильные линии культурной ржи с фактором автофертильности от *S. vavilovii*. Скрещивание таких линий с автостерильными образцами культурной ржи также выявляло доминирование признака автофертильности.

Весьма детальное и тщательное генетическое исследование автофертильных форм ржи провел Лундквист. Ранее уже упоминалось о том, что Лундквист [Lundqvist, 1958, 1960] считал появление автофертильных растений в инбредных потомствах слабоавтофертильных результатом возникновения мутантной (неактивной) аллели в пыльцевом зерне. Такие автофертильные растения были обнаружены и в инбредных потомствах не-

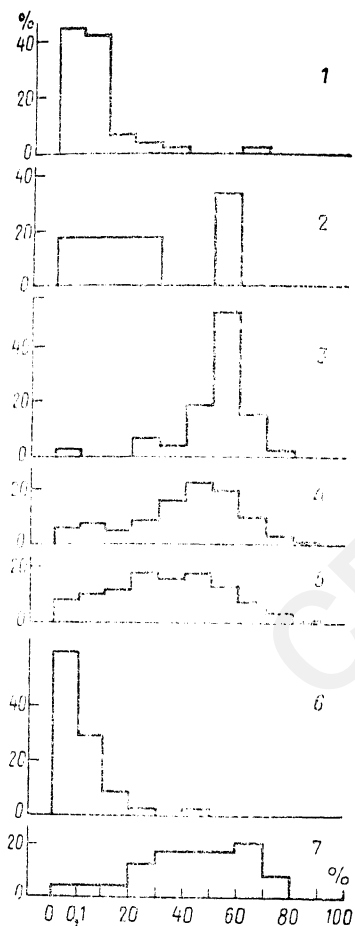


Рис. 24. Распределение по автофертильности растений в популяции Белозерная (1), в линии Ку (2), а также в F_1 (3), F_2 (4), F_3 (5) F_4 (6) и F_5 (7) гибрида между ними.

По оси абсцисс — значения автофертильности (в %), по оси ординат — процент растений с данным уровнем автофертильности.

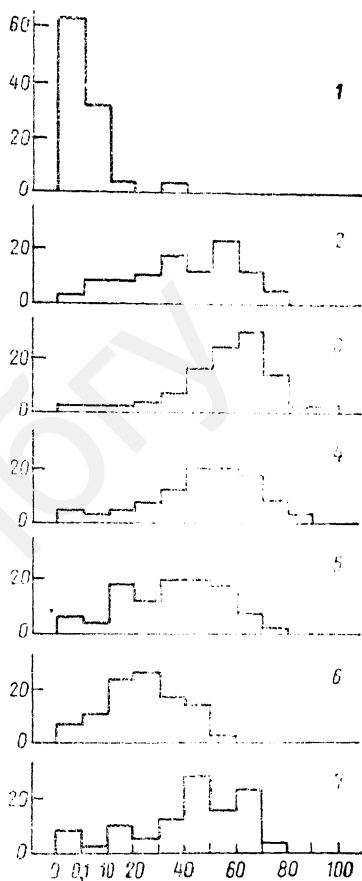


Рис. 25. Распределение по автофертильности растений в популяции Белозерная без воскового налета (1), в линии Ст 191-1 (2), а также в F_1 (3), F_2 (4), F_3 (5), F_4 (6) и F_5 (7) гибрида между ними.

Обозначения те же, что на рис. 24.

которых клонов [Lundqvist, 1954, 1958]. Так, среди 13 растений I_1 , полученных от слабоавтофертильного клона № 15, семь растений оказались высокоавтофертильными (завязали при самоопылении в среднем 49,3% зерен), а 6 слабоавтофертильными (завязали при самоопылении 3,45% зерен); из 8 растений в потомстве I_1 от клона № 17 7 вообще не завязали зерен при самоопылении, а одно завязало 50% зерен. На основе оценки доли совместимых комбинаций $I_1 \times I_1$ и $I_1 \times P$ по этим потомствам был сделан вывод о том, что в каждом из потомств I_1 , по-видимому, имеется больше трех классов растений по совместимости. Следовательно, исходные клоны дигетерозиготы типа $S^{1,2} Z^{3,4}$. В гибридных потомствах таких растений, полученных за счет модификационной изменчивости автостерильности (так называемой псевдосовместимости), или за счет действия генов — модификаторов, автостерильные (или слабоавтофертильные) растения I_1 должны быть все несовместимы в качестве доминантных в скрещиваниях типа $P \times I_1$ 3. Растения $I_1 S^{1,2} Z^{3,4}$ (гет гет) несовместимы и в рецессивных скрещиваниях $I_1 \times P$, тогда как гомозиготы I_1 (гет гом) совместимы с P и же с гомозиготы (гом гом), в таких скрещиваниях $I_1 \times P$. Результаты этих скрещиваний представлены в табл. 1. Растения 8 и 5 в потомстве I_1 клона

№ 15 — это растения гет гет (гет гом) при разных типах оплодотворения I_1 и исходных клонотипов [Lundqvist, 1958].

Скрещивание	Число растений	Потомство							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Скрещивание	1	15	31,3	27,6	63,6	57,3	18,5	34,7	44,4
♀ I_1 — клон № 15	15	32,1	2,5	4,1	3,1	27,4	17,1	31,1	31,7
♂ I_1 — клон № 15	15	0	73,8	47,5	34,5	73,3	31,6	35,1	33,2
Скрещивание	17	8	5	1	7	2	4	6	
♀ I_1 — клон № 17	17	0	0	0	0	0	0	50,0	
♂ I_1 — клон № 17	17	0	0	17,2	47,3	73,3	31,8	3,7	
♀ I_1 — клон № 17	17	0	0	0	0	1,2	1,2	3,7	

№ 17 — это, по-видимому, растения гет гет, тогда как растения 4 в потомстве I_1 клона № 15 и растения 1, 2, 4, 7 в потомстве клона № 17 — это растения типа гет гом (гом гет) или гом гом. В то же время поведение в скрещиваниях автофертильных растений I_1 из тех же потомств оказалось весьма своеобразным. Скрещивание $\varnothing P \times I_1$ δ автоферт. неизменно совместимо, а все полученные от такого скрещивания растения автофертильны. Эти результаты совпадают с другими приве-

денными выше данными разных авторов о доминировании признака автофертильности у гибридов F_1 между автофертильными и автостерильными формами. Реципрокные же скрещивания $\varnothing I_1$ автоферт. $\times P$ дают другие результаты. Автофертильные растения 6, 7 и 13 в потомстве I_1 от клона № 15 в этом скрещивании ведут себя так же, как и автостерильные растения гет гет, а остальные автофертильные растения в обоих потомствах I_1 — как автостерильные растения типа гет гом (гом гет) или гом гом (табл. 26). Кроме того, гибриды от скрещиваний $\varnothing I_1$ автоферт. $\times \delta P$ оказались неоднородными; часть их автофертильны, часть автостерильны. Эти результаты интерпретированы следующим образом. Автофертильные растения I_1 содержат мутантную неактивную аллель гена S (S^1) или гена Z (Z^1). Наблюдаемое в двух потомствах I_1 растение 15 клон № 15 и I_1 растение 5 × клон № 15 соотношение автостерильных и автофертильных растений напоминает 1:1, ожидаемое при моногенном расщеплении, т. е. автофертильные растения I_1 несут мутантную аллель только одного гена, а S^1 или Z^1 . Лишь для растений 6 из гибридного потомства клон № 15 можно предполагать наличие и S^1 и Z^1 аллелей. Наблюдаемое расщепление в проведенном скрещивании I_1 (1 автофертильное растение: 3 автофертильных).

Почему же получается разница в реципрокных скрещиваниях между автофертильных растений I_1 ? Для объяснения таких фактов была выдвинута предположение о детерминации специфической реакции несовместимости в ткани пестика за счет одной структурной части локуса несовместимости, а специфической реакции несовместимости в пыльцевом зерне — за счет другой структурной части этого же локуса. Рассмотренные мутации по локусу несовместимости — это мутации «пыльцевой» части локуса, выключающие его активность в пыльцевом зерне, но при этом сохраняется его специфическая активность в тканях пестика. Таким образом, генотип дигетерозиготного автостерильного клон № 15 может быть условно обозначен как $S^{1,2} Z^{3,4}$, а генотип автофертильного растения I_1 № 5 в его гибридном потомстве — как $S^1 S^{1(pg)} Z^{3,4}$ (или $S^{1,1} Z^{3,4(pg)}$)*. Тогда скрещивание $\varnothing P \times \delta I_1$ запишется как $S^{1,2} Z^{3,4} \times S^1 S^{1(pg)} Z^{3,4}$, и при этом скрещивании будут расти только пыльцевые трубки $S^{1(pg)} Z^3$ и $S^{1(pg)} Z^4$, поскольку мутация по «пыльцевой» части аллели S^1 привела к ее неактивности в пыльцевых зернах. Все гибриды от такого скрещивания будут, таким образом, содержать аллель $S^{1(pg)}$ и поэтому каждое гибридное растение, имея 50% пыльцы с аллелью $S^{1(pg)}$, сможет завязывать семена при самоопылении за счет этой пыльцы, т. е. все гибридные растения будут автофертильными. Таким образом, дело, собственно, не в доминировании $S^{1(pg)}$ над S^1 : при гаметофитном контроле межаллельные

* $S^{1(pg)}$ — мутация по «пыльцевой» части аллели S^1 , приводящая к ее неактивности в пыльцевом зерне (pollen grain).

отношения отсутствуют, поскольку аллели генов S и Z проявляют свое действие после мейоза, в гаплоидных пыльцевых зернах. У гетерозиготы $S^n S^f$ признак автофертильности проявляется потому, что половинны пыльцевых зерен с аллелью S^f вполне достаточно для обеспечения завязываемости при самоопылении.*

Скрещивание $\text{♀ } I_1 \times \text{♂ } P$ запишется как $\text{♀ } S^1 S^{1f(pg)} Z^{3,4} \times \text{♂ } S^{1,2} Z^{3,4}$, при этом скрещивании опыление будет идти за счет совместимых пыльцевых зерен $S^2 Z^3$ и $S^2 Z^4$. Через яйцеклетки половина гибридов получит аллель S^1 , а половина — аллель $S^{1f(pg)}$, поэтому среди них ожидается соотношение 1 автостерильный: 1 автофертильному.

Автофертильные растения 6, 7 и 13 из потомства I_1 клона № 15 это, по-видимому, растения типа гет гет, например $S^{1f(pg)} S^2 Z^{3,4}$. Скрещивание $\text{♀ } P \times \text{♂ } I_1$ тогда должно быть записано как $\text{♀ } S^{1,2} Z^{3,4} \times \text{♂ } S^{1f(pg)} S^2 Z^{3,4}$, и завязывание должно осуществляться за счет пыльцевых зерен $S^{1f(pg)} Z^3$ и $S^{1f(pg)} Z^4$, в которых аллель $S^{1f(pg)}$ неактивна. Таким образом, в этом скрещивании все гибриды получают аллель $S^{1f(pg)}$ и оказываются автофертильными. Реципрокное скрещивание $\text{♀ } I_1 \times \text{♂ } P$ должно быть записано как $\text{♀ } S^{1f(pg)} S^2 Z^{3,4} \times \text{♂ } S^{1,2} Z^{3,4}$, и оно должно быть несовместимым, так как аллель $S^{1f(pg)}$ сохраняет в клетках пестика специфичность, свойственную аллели S^1 и поэтому ни один тип пыльцевых зерен не даст нормально растущих пыльцевых трубок.

Исходя из предложенной им гипотезы генетической детерминации несовместимости и представлений о природе мутаций, приводящих к автофертильности, Лундквист [Lundqvist, 1958] исследовал генотипы 7 автофертильных линий, полученных путем многолетнего самоопыления от сорта Сталь (линии 19-25). Эти линии могли быть трех разных генотипов $S^f S^f Z^n Z^n$, $S^n S^n Z^f Z^f$ или $S^f S^f Z^f Z^f$. Для того чтобы разделить линии на группы, Лундквист получил гибриды F_1 между ними и гибридные растения опылял пыльцой от автостерильных растений из популяции сорта Сталь. Если обе скрещиваемые линии имели одинаковый генотип, то генотип межлинейного гибрида был гомозиготным по аллелям S^f или Z^f , и при скрещивании таких гибридов с автостерильными растениями все потомки получали аллель S^f или Z^f и были потому автофертильными. Такой же результат ожидался и для гибридов $S^f S^f Z^n Z^n \times S^f S^f Z^f Z^f$ и $S^n S^n Z^f Z^f \times S^f S^f Z^f Z^f$. В том случае, когда межлинейные гибриды были типа $S^f S^f Z^n Z^n \times S^n S^n Z^f Z^f$, растения F_1 $S^f S^n$, $Z^f Z^n$, должны были образовывать зародышевые мешки 4 типов: $S^f Z^f$, $S^f Z^n$, $S^n Z^f$, $S^n Z^n$ и давать в потомстве от опыления пыльцой автостерильных растений 3/4 авто-

* S^n или Z^n — любая активная аллель генов S или Z .

фертильных и 1/4 автостерильных потомков. Полученные в этой работе результаты (табл. 27) показали, что одну группу (условно

Таблица 27. Распределение по автофертильности растений, полученных при опылении автофертильных линий (с 19 по 25) и межлинейных гибридов пылью автостерильных растений из сорта Сталь [по: Lundqvist, 1958]

Материнские формы	Количество гибридных растений с автофертильностью, %									
	0—10,0	10,1—20	20,1—30,0	30,1—40,0	40,1—50,0	50,1—60,00	60,1—70,0	70,1—80,0	80,1—90,0	90,1—100,0
Линии с 19 по 25				4	5	10	36	85	93	14
Гибриды F ₁ : 9×20, 19×21, 9×23, 19×24, 9×25				1	5	2	16	39	51	18
Гибриды F ₁ : 19×23, 20×21, 21×25, 22×25, 23×24				2	1	6	21	42	56	9
Гибриды F ₁ : 21×21	5	1	—	—	1	—	—	6	10	2
21×25	5	1	—	—	1	2	1	8	5	2
21×23	5	1	—	—	—	—	1	4	10	—
21×24	6	—	—	—	—	—	4	3	11	1
21×23	7	2	—	—	—	—	2	3	10	3
21×24	5	1	1	—	—	1	—	9	11	1
21×25	9	4	—	—	—	—	—	—	10	1
21×25	5	1	1	1	—	—	4	3	13	1
Всего:		61				146				

(S^f) составили линии 20, 23 и 24, другую (условно Z^fZ^f) — линии 21, 22, 25. Скрещивания между линиями из этих двух групп дают на финальном этапе анализа исключительно четкое расщепление на два класса: автофертильные и автостерильные в ожидаемом соотношении 3:1 ($\chi^2=2,20$; $P>0,10$). Скрещивания с гибридами, полученными между линиями, принадлежащими к одной группе, дают только автофертильных потомков, так же как и скрещивания с любыми гибридами с участием линии 19. На этом основании выявляется, что генотип линии 19 — S^fS^fZ^fZ^f. Имея линии с расшифрованными генотипами, Лундквист [Lundqvist, 1962б] применил тот же подход для идентификации мутировавшего гена у нескольких новых автофертильных мутантов. Поскольку использованная им тестерная линия имела генотип Z^fZ^f, то один мутант (37, 2/5) был определен как тоже имеющий аллель Z^f на том основании, что опыление гибрида F₁ этого мутанта с тестером пылью автостерильных растений дало в потомстве все 37 автофертиль-

ных растений. 5 других мутантов были определены как S^1 -мутанты, поскольку при опылении гибридов F_1 между этими мутантами и тестером пылью автостерильных растений во всех случаях было получено расщепление на автофертильные и автостерильные растения (суммарное соотношение 146:46 хорошо соответствует ожидаемому 3:1 ($\chi^2=0,11$; $P>0,70$)).

Итак, исследования Лундквиста четко выявили природу автофертильных форм у ржи, дали возможность представить действительный механизм, лежащий в основе доминирования признака автофертильности у гибридов между автостерильными и автофертильными формами ржи. На основе данного механизма ожидается, что при самоопылении таких автофертильных гибридов F_1 функционировать будут только пыльцевые зерна с S^1 или Z^1 аллелями, поэтому в следующем поколении должны быть только автофертильные растения. Для маркера, сцепленного с активной S - или Z -аллелью при самоопылении таких гибридов должны наблюдаться изменения в расщеплении в семьях F_2 .

5. ПОЛУЧЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИ МАРКИРОВАННЫХ АВТОФЕРТИЛЬНЫХ ЛИНИЙ

В данную работу вошло описание характера наследования автофертильности для нескольких рецессивных форм генетически маркированных, рецессивных доминантных и рецессивных аллелей одного или нескольких маркерных генов. Поскольку в F_2 по тестеру наиболее ясно расщепление, можно было закладывать линии на F_2 путем индивидуальной посадки растений с определенным сочетанием доминантных и рецессивных маркерных признаков. Выделение новых линий и дальнейшее поддержание их посредством самоопыления отдельных растений с отбором на высокую автофертильность в каждом поколении не представляло больших трудностей.

Источниками аллелей автофертильности в этой работе послужили в основном три линии: линия М, происходящая от популяции Ветвистоколосая, линия ББВ, происходящая от популяции Белозерная без воскового налета, и линия Кр, происходящая от образца сорнополевой ржи с красной окраской колоса.

От гибридов с участием линии М происходят ветвистоколосые линии с опушенными цветочными чешуями (МО) и с фиолетовым зерном (МФ). Кроме того, из F_2 выделена и группа фиолетовозерных автофертильных линий (Ф). От гибрида между линией М и образцом сорнополевой ржи с красными ушками листа происходят автофертильные линии Ку (с красными ушками) и новая ветвистоколосая линия ([М]). Использование последней в скрещиваниях дало начало новой группе автофертильных линий: [[М]] — ветвистоколосая «третьего

поколения», Мн — низкостебельная многолистная, МнМ — ветвистокололая низкостебельная многолистная, МБЛО — ветвистокололая безлигульная с опушенными цветковыми чешуями. Вовлечение в скрещивание линий Ф привело к получению новой линии [Ф] («второго поколения»), линии ББВОФ — без антоциана, без воскового налета, с опушенными цветковыми чешуями и слабофиолетовым зерном, а также группы автофертильных линий с генами карликовости и безлигульности: КФ — карликовая фиолетовозерная, КБО — карликовая белозерная с опушенными цветковыми чешуями, КБЛО — карликовая безлигульная с опушенными цветковыми чешуями, БЛФ — безлигульная фиолетовозерная, БЛОФ — безлигульная фиолетовозерная с опушенными цветковыми чешуями, ББЛОФ — безлигульная без антоциана с опушенными цветковыми чешуями и слабофиолетовым зерном, МнФ — низкостебельная многолистная фиолетовозерная.

Большая группа разнообразных генетически маркированных линий происходит от гибридов с участием линии ББВ. Это широко выделенная линия Белозерная без воскового налета (ББВР) — линия белозерная ([Б]), отличающаяся, таким образом, по происхождению от линий Б, выделенных непосредственно из популяции Белозерная. К этой же группе принадлежат линии: БФ — без антоциана со слабофиолетовым зерном, ББМ — белозерная без воскового налета черноколосая, ББВР — без воскового налета и без ресничек по краю наружной поверхности чешуи, ББВБР — белозерная без воскового налета и без ресничек. От гибрида с этой же исходной линией ББВ происходит и целая группа карликовых и безлигульных автофертильных линий: БЛ — безлигульная, ББЛ — белозерная безлигульная, БББЛ — без воскового налета безлигульная, ББББЛ — белозерная без воскового налета безлигульная, КБ — карликовая белозерная, КБВ — карликовая без воскового налета, КББВ — карликовая белозерная без воскового налета, КБВБЛ — карликовая без воскового налета безлигульная.

От гибридов, полученных с использованием линии Кр, ведут свое происхождение линии ККу — карликовая с красными ушками листа, ЧФ — черноколосая фиолетовозерная и линия Ч' — черноколосая, имеющая, таким образом, иное происхождение, чем линии Ч, выделенные непосредственно из популяции Черноколосая. В линии Ч' были обнаружены растения с ломкой соломиной. Использование их в скрещивании позволило выделить из F₂ линии, характеризующиеся ломкостью соломины: БВОлС — без воскового налета, с опушенными цветковыми чешуями и ломкой соломиной, БВБЛлС — без воскового налета, безлигульная, с ломкой соломиной, БЛОлС — безлигульная, с опушенными цветковыми чешуями и ломкой соломиной.

Указанные линии вместе с линиями Б, БВ, ББВ и Ч, выделенными непосредственно из популяций Белозерная, Без воскового налета, Белозерная без воскового налета, Черноколосая, а также с линиями Ст-190, Ст-191, Ст-194 и Ст-196 (происходящими от сорта Сталь), инбридинг в которых мы продолжаем уже в течение более чем 10 поколений, составляют нашу генетическую коллекцию автофертильных линий. Многие из линий являются родственными в своих родословных, в коллекцию входит по несколько линий с одинаковым набором аллелей маркерных генов. В настоящее время наша коллекция включает более 300 автофертильных линий. Линии Ст-190, Ст-191, Ст-194, Ст-196 насчитывают уже около 30 или более поколений самоопыления, некоторые линии Б и ББВ — по 11—13 линий поколений инбридинга. Многие новые линии насчитывают еще только 2—3 поколения самоопыления.

В течение нескольких лет мы размножали ряд линий нашей коллекции под групповыми изоляторами для получения сравнительно больших количеств семян.

Автофертильные линии, составляющие нашу коллекцию различаются не только по характеризующим их аллелям маркерных генов. Описание линий в течение нескольких поколений выявило наличие устойчивых различий между ними по размеру и плотности колоса, по интенсивности окраски, ширине листовидной пластинки и по расположению ее относительно стебля, по толщине и длине стебля, по размеру и форме зерновки. Интересные особенности характеризуют ряд линий Ку восьмого-девятого поколений инбридинга: многие из них имеют довольно мощно развитую, толстую соломинку, сравнительно крупный колос, отличаются широколиственностью и крупнозерностью.

В главе 8 мы будем специально обсуждать преимущества, которые дает использование автофертильных линий для совершенствования методов генетического анализа у ржи. Именно для этих целей весьма важно иметь линии с набором генетических маркеров. Поскольку у ржи установлено всего два основных гена с комплементарным взаимодействием в пыльце и мутации одного из генов типа S^f или Z^f достаточно для обеспечения автофертильности, то задача получения автофертильных линий с требуемыми свойствами оказывается сравнительно несложной. Она заключается во введении аллели S^f или Z^f путем скрещивания в генотип требуемой формы [Lundqvist, 1958; Kuckuck, 1975; Wricke, 1976; Kuckuck, Peters, 1979]. Мы считаем, что планомерное создание генетически маркированных автофертильных форм ржи является необходимой основой для решения важных задач частной генетики и селекции ржи.

МЕТОДЫ ГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА У РЖИ

Осуществление генетического анализа у ржи определяется как присущей виду *Secale cereale* морфологической структурой, так и характерной для этого вида биологией размножения. Биологические особенности ржи затрудняют осуществление генетического анализа в полном объеме.

Как было сказано выше, вид *S. cereale* характеризуется строгой самонесовместимостью, контролируемой двумя множественноаллельными генами. Автостерильность исключает возможность индивидуального анализа растений F_2 по F_3 .

Для ржи характерен сравнительно небольшой коэффициент семенного размножения, связанный с односемянностью плодов — в каждом цветке завязывается односемянный плод зерновка. Получение значительного количества зерновок при анализирующих скрещиваниях затруднено из-за необходимости проведения большой работы по кастрации. Получить требуемое количество зерновок при таких скрещиваниях можно, используя формы с цитоплазматической мужской стерильностью или применения гаметоциды для стерилизации пыльцы.

В. С. Федоровым [1961a] был предложен оригинальный метод генетического анализа у ржи, основанный на закономерностях популяционной генетики у перекрестноопыляющихся видов.

1. ПОПУЛЯЦИОННЫЙ МЕТОД

Разработанный В. С. Федоровым популяционный метод является по существу аналогом метода анализирующего скрещивания. Суть его заключается в том, что при моногенном наследовании различий между скрещиваемыми формами растения F_2 ($1AA:2Aa:1aa$) производят суммарно гаметы A и a в соотношении $1:1$, т. е. в том же соотношении, в каком они образуются у растений F_1 . При обычном анализирующем скрещивании $Aa \times aa$ равное соотношение гамет A и a у гетерозиготы реализуется в соотношение $1Aa:1aa$. При популяционном методе среди растений F_2 , высеянных на изолированном участке, этикетировались растения с рецессивным признаком (aa), и с них убираются семена от свободного опыления пыльцой всех растений F_2 . При посеве семян, образовавшихся на растениях F_2 , гомозиготных по рецессивной аллели, при их свободном перекрестном опылении на изолированном участке пыльцой всех растений F_2 , ожидается соотношение $1Aa:1aa$.

В. С. Федоровым этот метод был проверен при анализе па-

следования наличия антоциана и воскового налета на растении [Федоров, 1961а]. В 1956 г. на изолированном участке выращивали растения F_2 , из которых 604 были с антоцианом, а 226 без антоциана, что позволяло предполагать наличие моногенного расщепления 3:1 ($\chi^2=2,20$; $P>0,10$). От части свободно опылявшихся растений без антоциана собрали 611 зерновок, из которых выросло 212 растений с антоцианом и 194 без антоциана. Получение такого соотношения, не отличающегося от ожидаемого 1:1 ($\chi^2=0,69$; $P>0,30$), явилось подтверждением предположения о моногенном наследовании наличия антоциана, сделанного ранее на основании анализа расщепления в F_2 . Таким же образом проведен анализ наследования воскового налета, что доказало моногенный характер наследования и этого признака. Сходный метод анализа использовал в своей работе Немец [1961].

В. С. Федоров отмечает, что данный метод имеет значение и для анализа сцепленного наследования и расчета величины кроссинговера. По тому же самому принципу сбор семян с растений F_2 , гомозиготных по рецессивным аллелям обоих генов ($aabb$), выявляет по существу соотношение типов пыльцевых зерен, образованных всеми растениями F_2 (AB , Ab , aB и ab). При отсутствии сцепления четыре типа растений ожидаются в равном соотношении, при расположении генов в одной хромосоме в фазе сцепления ($F_1 AB/ab$) ожидается больше растений $ABab$ и $abab$, а при фазе отталкивания ($F_1 Ab/aB$) таких растений ожидается меньше, чем растений $Abab$ и $aBab$. Ожидаемые результаты и в этом случае аналогичны тому, что дает анализирующее скрещивание.

Самый удобный популяционный метод анализа удобен для использования в генетических исследованиях с рожью и другими зерновыми, обладающими ржи по биологии цветения и образования семян.

В. С. Федоров отмечает, что для обеспечения наименьшей погрешности и выявления реального соотношения гамет популяция F_2 должна быть представлена на изолированном участке достаточно большим количеством растений. При расчете ожидаемого соотношения в потомстве свободно опыленных рецессивных форм рекомендуется исходить не из теоретически ожидаемого соотношения в F_2 , а из фактических данных расщепления.

Следует отметить, что весьма существенное ограничение в применении данного метода возникает в том случае, когда какие-либо из генотипов анализируемого F_2 заметно различаются по срокам цветения. Весьма существенно также, чтобы растения разных генотипов в F_2 не выявляли заметных различий в мощности развития (продуктивная кустистость, размер колоса) и в пыльцевой продуктивности. Только при этих условиях данный метод генетического анализа может давать надежные результаты.

2. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРИЗНАКОВ РЖИ, ОПРЕДЕЛЯЕМЫХ ГЕНАМИ, СЦЕПЛЕННЫМИ С ГЕНАМИ S И Z

Если какой-либо ген (А) тесно сцеплен с геном, контролирующим реакцию несовместимости (S), то в его наследовании могут наблюдаться характерные особенности, связанные с действием основных генов гаметофитной несовместимости (S и Z). Таких особенностей следует ожидать в случае ограниченного числа аллелей гена несовместимости у гибридных растений, результатом чего должно быть осуществление только некоторых, а не всех возможных комбинаций оплодотворения.

Подобная ситуация реально может сложиться при вовлечении в скрещивание для проведения генетического анализа все-го лишь одного растения в качестве материнской родительской формы (например, aa) и одного растения (AA) --- в качестве отцовской формы. В таком случае разнообразие по аллелям генов S и Z может быть ограничено максимум четырьмя аллелями по каждому локусу. В зависимости от гомозиготности или

Таблица 28. Различные варианты скрещивания aa и AA в зависимости от гомозиготности скрещиваемых растений ржи по аллелям генов S и Z

№ вари- анта	Структура мате- ринского растения aa		Структура отцовского растения AA		Комбинации материнского и отцовского растений по од- но из аллелей	
	по гену S	по гену Z	по гену S	по гену Z	по гену S	по гену Z
1	Гет	Гет	Гет	Гет	Есть	Нет
2	"	"	"	Гет	"	"
3	"	Гом	"	Гет	"	"
4	"	"	"	Гом	"	"
5	"	Гет	"	Гет	Нет	Есть
6	"	"	"	Гом	"	"
7	"	"	"	Гет	"	Нет
8	"	"	"	Гом	"	"
9	"	Гом	"	Гет	"	Есть
10	"	"	"	Гом	"	"
11	"	"	"	Гет	"	Нет
12	"	"	"	Гом	"	"
13	"	Гет	Гом	Гет	Есть	"
14	"	Гом	"	"	"	"
15	"	Гет	"	"	Нет	Есть
16	"	"	"	"	"	Нет
17	"	Гом	"	"	"	Есть
18	"	"	"	"	"	Нет
19	Гом	Гет	Гет	"	Есть	"
20	"	"	"	Гом	"	"
21	"	"	"	Гет	Нет	Есть
22	"	"	"	Гом	"	"
23	"	"	"	Гет	"	Нет
24	"	"	"	Гом	"	"
25	"	"	Гом	Гет	Есть	"
26	"	"	"	"	Нет	Есть
27	"	"	"	"	"	Нет

гетерозиготности двух скрещиваемых растений по аллелям генов S и Z и от совпадения или несовпадения S - или Z -аллелей у скрещиваемых растений само скрещивание между растением aa и растением AA может быть представлено 27 различными вариантами (табл. 28). Характер действия генетической системы несовместимости, как было сказано выше, исключает появление в популяциях гомозигот по активным аллелям обоих генов S и Z . Возможны только гетерозиготы по обоим генам или по одному из них ($S^{ret}Z^{ret}$, $S^{ret}Z^{гом}$, $S^{гом}Z^{ret}$). Одна из аллелей гена S или гена Z может совпадать у обоих скрещиваемых растений. Совпадение скрещиваемых неродственных растений ржи по одной из аллелей обоих генов S и Z мы считали весьма маловероятным и поэтому эти 9 вариантов не рассматривались. Оценивая характер наследования гена A в перечисленных 27 комбинациях, предположим наличие полного сцепления между генами A и S .

Разберем отдельно один из этих вариантов скрещиваний — вариант 2. Это — скрещивание типа $S^1a/S^2aZ^{3,4} \times S^1A/S^5AZ^{6,5}$. Скрещиваемые растения гетерозиготны по аллелям гена S (при этом одна аллель S^1 у них совпадает), одно из них гетерозиготно, другое гомозиготно по аллелям гена Z (все три аллели разные). Оба реципрокных варианта этого скрещивания дают одинаковые результаты — образуются растения Aa восьми разных генотипов по генам S и Z (табл. 30). По результатам парных переопылений друг с другом эти восемь генотипов разбиваются на четыре группы в соответствии со структурой по гену S . Парные переопыления растений в пределах каждой группы дают полную стерильность, если переопыляются идентичные генотипы, или соотношение $1AA:2Aa:1aa$, если переопыляются растения, различающиеся по одной аллели гена Z . Отличающаяся аллель гена Z делает в равной мере способными к росту пыльцевые трубки с аллелями A и a . Например, при опылении $S^5A/S^1aZ^{4,6} \times S^5A/S^1aZ^{3,6}$ функционируют пыльцевые зерна S^5AZ^3 и S^1aZ^3 . Результаты переопылений в пределах каждой группы приведены в клетках табл. 30 по одной ее диагонали.

Растения первой группы, гомозиготные по аллели S^1 , неспособны произвести опыление тех растений второй и третьей групп (также содержащих аллель S^1), с которыми они идентичны по аллелям гена Z . При отличии по одной из аллелей гена Z опыление возможно. Например, в сочетании $S^5A/S^1aZ^{3,6} \times \delta S^1A/S^1aZ^{4,6}$ функционируют пыльцевые зерна S^1AZ^4 и S^1aZ^4 , и расщепление ожидается $1AA:2Aa:1aa$.

Все типы пыльцевых зерен растений первой группы должны функционировать при опылении растений четвертой группы, так как они совсем не совпадают по аллелям гена S . Поэтому при опылениях этого рода также ожидается соотношение $1AA:2Aa:1aa$. Такой же результат ожидается и в реципрок-

Таблица 29. Соотношение семей F_2 , получаемых в результате парных переопылений между растениями F_1 , при различных вариантах скрещиваний между исходными растениями aa и AA

Группа	№ комбинации	Пример комбинации	Соотношение, %, семей F_2 с расщеплением по гену a					Суммарное соотношение в F_2 по гену a
			$1AA : 2Aa : 1aa$	$2AA : 3Aa : 1aa$	$1AA : 3Aa : 2aa$	$1AA : 1Aa$	$1Aa : 1aa$	
1	1	$S^2a/S^3a Z^{3,4} \times S^1A/S^2A Z^{1,2}$	62,0	13,8	13,8	5,2	5,2	$1AA : 2Aa : 1aa$
	2	$S^1a/S^2a Z^{3,4} \times S^1A/S^5A Z^{6,6}$	38,4	15,4	15,4	15,4	15,4	То же
	3	$S^1a/S^2a Z^{3,3} \times S^1A/S^6A Z^{1,5}$	38,4	15,4	15,4	15,4	15,4	" "
	4	$S^1a/S^2a Z^{3,3} \times S^1A/S^5A Z^{4,4}$	20,0	—	—	40,0	40,0	" "
	5	$S^1a/S^2a Z^{1,2} \times S^3A/S^4A Z^{1,3}$	51,7	13,8	13,8	10,3	10,3	" "
	6	$S^1a/S^2a Z^{3,4} \times S^5A/S^6A Z^{3,3}$	38,4	7,7	7,7	23,1	23,1	" "
	7	$S^3a/S^4a Z^{3,4} \times S^1A/S^2A Z^{1,2}$	60,0	13,3	13,3	6,7	6,7	" "
	8	$S^1a/S^2a Z^{3,4} \times S^5A/S^6A Z^{6,6}$	42,8	14,3	14,3	14,3	14,3	" "
	9	$S^1a/S^2a Z^{3,3} \times S^5A/S^6A Z^{3,4}$	38,4	7,7	7,7	23,1	23,1	" "
	10	$S^1a/S^2a Z^{5,5} \times S^3A/S^4A Z^{5,5}$	33,3	—	—	33,3	33,3	" "
	11	$S^1a/S^2a Z^{1,3} \times S^4A/S^5A Z^{6,7}$	42,8	14,3	14,3	14,3	14,3	" "
	12	$S^1a/S^2a Z^{3,3} \times S^5A/S^6A Z^{4,4}$	33,3	—	—	33,3	33,3	" "
2	13	$S^1a/S^3a Z^{1,2} \times S^1A/S^1A Z^{3,4}$	76,9	—	15,4	—	7,7	$17AA : 39Aa : 22aa$
	14	$S^1a/S^2a Z^{3,3} \times S^1A/S^1A Z^{4,5}$	60,0	—	20,0	—	20,0	$11AA : 30Aa : 19aa$
	15	$S^1a/S^2a Z^{4,5} \times S^3A/S^3A Z^{4,6}$	46,1	—	30,8	—	23,1	$1AA : 3Aa : 2aa$
	16	$S^1a/S^2a Z^{3,4} \times S^5A/S^5A Z^{6,7}$	57,1	—	28,6	—	14,3	$8AA : 21Aa : 13aa$
	17	$S^2a/S^3a Z^{4,4} \times S^1A/S^1A Z^{3,4}$	20,0	—	20,0	—	60,0	$1AA : 6Aa : 5aa$
	18	$S^1a/S^2a Z^{4,4} \times S^3A/S^3A Z^{5,6}$	33,3	—	33,3	—	33,3	$5AA : 18Aa : 13aa$

Таблица 29 (продолжение)

Группа	№ комбинации	Пример комбинации	Соответствие в F ₂ с расщеплением по гену <i>a</i>					Суммарное соотношение в F ₂ по гену <i>a</i>
			1AA : 2Aa : 1aa	1AA : 1Aa : 1aa	1AA : 3Aa : 2aa	1AA : 1Aa	1Aa : 1aa	
3	19	$S^1a/S^1a \ Z^{3,4} \times S^1A/S^3A \ Z^{1,2}$	76,9	15,4	—	7,7	—	22AA : 39Aa : 17aa
	20	$S^1a/S^1a \ Z^{4,5} \times S^1A/S^2A \ Z^{6,6}$	60,0	20,0	—	20,0	—	19AA : 30Aa : 11aa
	21	$S^1a/S^1a \ Z^{4,5} \times S^2A/S^3A \ Z^{1,6}$	46,1	30,8	—	23,1	—	2AA : 3Aa : 1aa
	22	$S^1a/S^1a \ Z^{3,4} \times S^2A/S^3A \ Z^{4,4}$	20,0	20,0	—	60,0	—	5AA : 6Aa : 1aa
	23	$S^1a/S^1a \ Z^{4,5} \times S^2A/S^3A \ Z^{6,7}$	57,1	28,6	—	14,3	—	13AA : 21Aa : 8aa
	24	$S^1a/S^1a \ Z^{4,5} \times S^2A/S^3A \ Z^{6,6}$	33,3	33,3	—	33,3	—	13AA : 18Aa : 5aa
4	25	$S^1a/S^1a \ Z^{3,4} \times S^1A/S^1A \ Z^{5,6}$	100,0	—	—	—	—	1AA : 2Aa : 1aa
	26	$S^1a/S^1a \ Z^{3,4} \times S^2A/S^2A \ Z^{3,5}$	100,0	—	—	—	—	То же
	27	$S^1a/S^1a \ Z^{3,4} \times S^2A/S^2A \ Z^{5,6}$	100,0	—	—	—	—	" "

Примечание. Номера аллелей *S* и *Z* взяты произвольно, но с учетом их совпадения или несовпадения у скрещиваемых растений (см. табл. 28).

Таблица 30. Результаты парных переопылений между восемью типами растений первого поколения Aa от скрещивания $S^1a/S^2a Z^{3,4} \times S^1A/S^5A Z^{6,6}$ (указаны соотношения между гомозиготами AA , гетерозиготами Aa и гомозиготами aa)

σ ♀			$S^1a \cdot S^1A$		$S^1a \cdot S^5A$		$S^2a \cdot S^1A$		$S^2a \cdot S^5A$		Соотношение семей F_2 разных типов
			$Z^{3,6}$	$Z^{4,6}$	$Z^{3,6}$	$Z^{4,6}$	$Z^{3,6}$	$Z^{4,6}$	$Z^{3,6}$	$Z^{4,6}$	
			I	II	III	IV					
$\frac{S^1a}{S^1A}$	$\frac{Z^{3,6}}{Z^{4,6}}$	I	— 1:2:1	1:2:1 —	1:1:0 2:3:1	2:3:1 1:1:0	0:1:1 1:3:2	1:3:2 0:1:1	1:2:1 1:2:1	1:2:1 1:2:1	1(1AA:1Aa) 1(1Aa:1aa) 1(2AA:3Aa:1aa) 1(1AA:3Aa:2aa) 3(1AA:2Aa:1aa)
$\frac{S^1a}{S^5A}$	$\frac{Z^{3,6}}{Z^{4,6}}$	II	— 1:2:1	1:2:1 —	— 1:2:1	1:2:1 —	0:1:1 1:3:2	1:3:2 0:1:1	0:1:1 1:3:2	1:3:2 0:1:1	2(1Aa:1aa) 2(1AA:3Aa:2aa) 2(1AA:2Aa:1aa)
$\frac{S^2a}{S^1A}$	$\frac{Z^{3,6}}{Z^{4,6}}$	III	— 1:2:1	1:2:1 —	1:1:0 2:3:1	2:3:1 1:1:0	— 1:2:1	1:2:1 —	1:1:0 2:3:1	2:3:1 1:1:0	2(1AA:1Aa) 2(2AA:3Aa:1aa) 2(1AA:2Aa:1aa)
$\frac{S^2a}{S^5A}$	$\frac{Z^{3,6}}{Z^{4,6}}$	IV	1:2:1 1:2:1	1:2:1 1:2:1	0:1:1 1:3:2	1:3:2 0:1:1	1:1:0 2:3:1	2:3:1 1:1:0	— 1:2:1	1:2:1 —	1(1AA:1Aa) 1(1Aa:1aa) 1(2AA:3Aa:1aa) 1(1AA:3Aa:2aa) 3(1AA:2Aa:1aa)

Примечание. I—IV — группы.

ных сочетаниях — при опылении растений первой группы пыльцой растений четвертой группы.

В остальных клетках табл. 30 группируются результаты иного рода. При опылении растений первой группы пыльцой растений второй группы получаются семьи F_2 двух типов. Если оба переопыляемых растения идентичны по аллелям гена Z (например, ♀ $S^1A/S^1aZ^{3,6} \times \delta S^5A/S^1aZ^{3,6}$), то функционирует только пыльца с доминантной аллелью A (S^5AZ^3 и S^5AZ^6) и ожидается расщепление $1AA:1Aa$. При несовпадении по одной из аллелей гена Z (например, ♀ $S^1A/S^1aZ^{3,6} \times \delta S^5A/S^1aZ^{4,6}$) соотношение функционирующих пыльцевых зерен $2A:1a$ (S^5AZ^4 , S^5AZ^6 и S^1aZ^4), ожидаемое расщепление — $2AA:3Aa:1aa$.

По тем же причинам при опылении растений первой группы пыльцой растений третьей группы в половине комбинаций функционирует только пыльца с аллелью a и ожидается $1Aa:1aa$, а в другой половине парных опылений соотношение функционирующих пыльцевых зерен $1A:2a$ и ожидается расщепление $1AA:3Aa:2aa$.

Сходные результаты ожидаются и при опылении растений четвертой группы пыльцой растений второй и третьей групп. При опылении растений второй группы пыльцой отдельных растений третьей или четвертой групп ожидается расщепление либо $1Aa:1aa$, либо $1AA:3Aa:2aa$. При опылении растений третьей группы пыльцой растений второй или четвертой групп ситуация противоположная: ожидается расщепление $1AA:1Aa$ или $2AA:3Aa:1aa$.

В последней графе табл. 30 суммировано соотношение семей F_2 с различными расщеплениями по гену A при парных опылениях растений той или иной группы. Растения первой и четвертой групп дают одинаковое соотношение таких семей. Поскольку одинаковы частоты семей с отклонениями в сторону недостатка растений рецессивного фенотипа и в сторону избытка таковых, то суммарное соотношение генотипов во всех этих семьях от растений первой и четвертой групп — $1AA:2Aa:1aa$.

В то же время семьи от парных переопылений растений второй группы и растений третьей группы распределяются иначе. Суммарное соотношение по гену A в семьях от растений второй группы — $5AA:18Aa:13aa$, т. е. более $1/3$ растений рецессивного типа, а в семьях от растений третьей группы — $13AA:18Aa:5aa$, т. е. менее $1/6$ растений aa .

Итак, общее соотношение семей F_2 разного типа при парных переопылениях растений F_1 должно быть следующим: семей с расщеплением $1AA:2Aa:1aa$ — 10 (38,4%), $2AA:3Aa:1aa$ — 4 (15,4%), $1AA:3Aa:2aa$ — 4 (15,4%), $1AA:1Aa$ — 4 (15,4%), $1Aa:1aa$ — 4 (15,4%).

Таким образом, детальное рассмотрение данного варианта гибридизации между двумя растениями ржи ($aa \times AA$) при по-

следующем получении F_2 путем парных переопылений между растениями F_1 наглядно демонстрирует, что:

1) при небольшом количестве растений, вовлекаемых в скрещивание, ограничивается набор аллелей генов S и Z у растений F_1 ;

2) при парных переопылениях между растениями F_1 для получения F_2 последнее может состоять из семей с весьма различными соотношениями расщепления по учитываемому гену (A) в случае сцепления этого гена с геном, контролирующим реакцию несовместимости.

Аналогичным образом были исследованы результаты всех 27 комбинаций скрещивания между растением aa и растением AA , приведенные в табл. 28. Эти комбинации разбиваются на 4 группы:

1) скрещивания между растениями, гетерозиготными по аллелям гена S ($S^{\text{гет}} \times S^{\text{гет}}$) — № 1—12;

2) скрещивания между растениями aa , гетерозиготными по аллелям гена S , и растениями AA , гомозиготными по аллели гена S ($aa S^{\text{гет}} \times AA S^{\text{гом}}$) — № 13—18;

3) скрещивания между растениями aa , гомозиготными по аллели гена S , и растениями AA , гетерозиготными по аллели гена S ($aa S^{\text{гом}} \times AA S^{\text{гет}}$);

4) скрещивания между двумя растениями, гомозиготными по аллелям гена S ($S^{\text{гом}} \times S^{\text{гом}}$).

Рассмотренная выше комбинация № 2 относится к первой группе. Распределение семей F_2 с разным расщеплением по гену A приведено в соответствующей строке табл. 29. Результаты подобного теоретического исследования по всем 27 комбинациям (табл. 29) показывают, что для всех комбинаций первой группы суммарный итог учета расщепления в семьях всех типов дает соотношение $1AA : 2Aa : 1aa$. Двенадцать комбинаций, объединяемых в первой группе, различаются по структуре скрещиваемых растений по гену Z ($Z^{\text{гет}} \times Z^{\text{гет}}$, $Z^{\text{гет}} \times Z^{\text{гом}}$, $Z^{\text{гом}} \times Z^{\text{гет}}$, $Z^{\text{гом}} \times Z^{\text{гом}}$), а также по наличию или отсутствию совпадения между ними по аллели гена S или гена Z . В зависимости от этого оказывается различным соотношение семей F_2 с разными расщеплениями по гену A ; среди них семей с расщеплением $1AA : 2Aa : 1aa$ может быть от 20 до 62%. Таким образом, хотя суммарный учет большого числа семей от парных переопылений в комбинациях первой группы всегда дает соотношение $1AA : 2Aa : 1aa$, но складывается этот итог из самых разнообразных посемейных соотношений расщепления. В случаях, если F_2 получается от парных переопылений небольшого количества растений F_1 , суммарный итог $1AA : 2Aa : 1aa$ может не получиться.

Комбинации второй группы (типа $aa S^{\text{гет}} \times AA S^{\text{гом}}$) характеризуются тем, что от 23 до 80% семей F_2 от парных переопылений между растениями F_1 имеют 1/3 растений рецессивного

Таблица 31. Типы совместимой и несовместимой пыльцы с аллелями $A \times S^1A/S^5A Z^{6,6}$, при опылении отдельных

Группа	♀	Типы пыльцевых зерен	♂			
			S^1A/S^1a		S^5A/S^1a	
			$Z^{3,6}$	$Z^{1,6}$	$Z^{3,6}$	$Z^{1,6}$
I	S^1A/S^1a	$Z^{3,6}$	Совм.	—	$S^1A Z^1$ $S^1a Z^1$	$S^5A Z^3$ $S^5A Z^6$ $S^1a Z^1$
				—	$S^1a Z^6$	$S^5A Z^6$
		$Z^{1,6}$	Несовм.	$S^1A Z^3$ $S^1A Z^6$ $S^1a Z^3$ $S^1a Z^6$	$S^1A Z^6$ $S^1a Z^6$	$S^1a Z^6$
				—	$S^5A Z^3$ $S^5A Z^6$ $S^1a Z^3$	$S^5A Z^6$
II	S^5A/S^1a	$Z^{3,6}$	Совм.	—	$S^1A Z^1$ $S^1a Z^1$	$S^5A Z^1$ $S^5A Z^6$ $S^1a Z^1$
				—	$S^1a Z^6$	$S^5A Z^6$
		$Z^{1,6}$	Несовм.	$S^1A Z^3$ $S^1A Z^6$ $S^1a Z^3$ $S^1a Z^6$	$S^1A Z^6$ $S^1a Z^6$	$S^1a Z^6$
				—	$S^5A Z^3$ $S^5A Z^6$ $S^1a Z^3$	$S^5A Z^6$

и a , образуемые восемью типами растений F_1 от комбинации $S^1a/S^5a Z^{3,4} \times$ растений F_1 всей совокупностью пыльцы

♂				Соотношение совместимых пыльцевых зерен A и a	Расщепление в семьях F ₂ от опыления отдельных растений F ₁ всеми остальными
S ¹ A, S ² a		S ⁵ A, S ² a			
Z ^{3,6}	Z ^{4,6}	Z ^{3,6}	Z ^{4,6}		
S ² a Z ³ S ² a Z ⁶	S ¹ A Z ¹ S ² a Z ¹ S ² a Z ⁶	S ⁵ A Z ³ S ⁵ A Z ⁶ S ² a Z ³ S ² a Z ⁶	S ⁵ A Z ¹ S ⁵ A Z ⁶ S ² a Z ¹ S ² a Z ⁶	10A:10a	1AA:2Aa:1aa
S ¹ A Z ³ S ¹ A Z ⁶	S ¹ A Z ⁶	—	—		
S ¹ A Z ³ S ² a Z ³ S ² a Z ⁶	S ² a Z ¹ S ² a Z ⁶	S ⁵ A Z ³ S ⁵ A Z ⁶ S ² a Z ³ S ² a Z ⁶	S ⁵ A Z ¹ S ⁵ A Z ⁶ S ² a Z ¹ S ² a Z ⁶	10A:10a	1AA:2Aa:1aa
S ¹ A Z ⁶	S ¹ A Z ¹ S ¹ A Z ⁶				
S ² a Z ³ S ² a Z ⁶	S ¹ A Z ¹ S ² a Z ¹ S ² a Z ⁶	S ² a Z ³ S ² a Z ⁶	S ⁵ A Z ¹ S ² a Z ¹ S ² a Z ⁶	4A:10a	2AA:7Aa:5aa
S ¹ A Z ³ S ¹ A Z ⁶	S ¹ A Z ³	S ⁵ A Z ³ S ⁵ A Z ⁶	S ⁵ A Z ⁶		
S ¹ A Z ³ S ² a Z ³ S ² a Z ⁶	S ¹ a Z ¹ S ² a Z ⁶	S ⁵ A Z ³ S ² a Z ³ S ² a Z ⁶	S ² a Z ¹ S ² a Z ⁶	4A:10a	2AA:7Aa:5aa
S ¹ A Z ⁶	S ¹ A Z ¹ S ¹ A Z ⁶	S ⁵ A Z ⁶	S ⁵ A Z ¹		

Таблица 31 (продолжение)

Группа	♀	Типы пыльце- вых зерен	♂				♂				Соотношение совместимых пыльцевых зерен А и а	Расщепление в семьях F ₂ от опыления отдель- ных растений F ₁ всеми остальными	
			S ¹ A/S ¹ a		S ⁵ A/S ¹ a		S ¹ A/S ² a		S ⁵ A/S ² a				
			Z ^{3,6}	Z ^{4,6}	Z ^{3,6}	Z ^{4,6}	Z ^{3,6}	Z ^{4,6}	Z ^{3,6}	Z ^{4,6}			
III	S ¹ A S ² a	Z ^{3,6}	Совм.	—	S ¹ A Z ¹ S ¹ a Z ¹	S ⁵ A Z ³ S ⁵ A Z ⁶ S ¹ a Z ⁴	—	S ¹ A Z ¹ S ² a Z ¹	S ⁵ A Z ³ S ⁵ A Z ⁶ S ¹ a Z ⁴	10A : 4aa	5AA : 7Aa : 2aa		
			Несовм.	S ¹ A Z ³ S ¹ A Z ⁶ S ¹ a Z ³ S ¹ a Z ⁶	S ¹ A Z ⁶ S ¹ a Z ⁶	S ¹ a Z ³ S ¹ a Z ⁶	S ¹ a Z ³	S ² a Z ³ S ² a Z ⁶ S ¹ A Z ⁶	S ² a Z ³ S ¹ a Z ⁶	S ² a Z ⁶			
		Z ^{4,6}	Совм.	S ¹ A Z ³ S ¹ a Z ³	—	S ⁵ A Z ³ S ⁵ A Z ⁶ S ¹ a Z ³	S ⁵ A Z ¹ S ⁵ A Z ⁶	S ¹ A Z ³ S ² a Z ³	—	S ⁵ A Z ⁴ S ⁵ A Z ⁶	10A : 4a	5AA : 7Aa : 2aa	
			Несовм.	S ¹ A Z ⁶ S ¹ a Z ⁶	S ¹ A Z ¹ S ¹ A Z ⁶ S ¹ a Z ¹ S ¹ a Z ⁶	S ¹ a Z ¹ S ¹ a Z ⁶	S ¹ A Z ⁶ S ¹ a Z ¹ S ² a Z ¹ S ² a Z ⁶	S ² a Z ⁶	S ² a Z ⁴ S ² a Z ⁶				
IV	S ⁵ A S ² a	Z ^{3,6}	Совм.	S ¹ A Z ³ S ¹ A Z ⁶ S ¹ a Z ³ S ¹ a Z ⁶	S ¹ A Z ¹ S ¹ A Z ⁶ S ¹ a Z ¹ S ¹ a Z ⁶	S ¹ a Z ³ S ¹ a Z ⁶	S ⁵ A Z ¹ S ¹ a Z ¹ S ¹ a Z ⁶	S ¹ A Z ³ S ¹ A Z ⁶ S ¹ a Z ¹	—	S ⁵ A Z ⁴ S ² a Z ⁴	10A : 10a	1AA : 2Aa : 1aa	
			Несовм.	—	—	S ¹ A Z ⁴ S ⁵ A Z ⁶	S ⁵ A Z ⁶	S ² a Z ¹ S ² a Z ⁶	S ² a Z ¹ S ¹ A Z ³ S ² a Z ³ S ² a Z ⁶	S ⁵ A Z ⁶ S ² a Z ⁶			
		Z ^{4,6}	Совм.	S ¹ A Z ³ S ¹ A Z ⁶ S ¹ a Z ³ S ¹ a Z ⁶	S ¹ A Z ¹ S ¹ A Z ⁶ S ¹ a Z ¹ S ¹ a Z ⁶	S ¹ a Z ³ S ¹ a Z ⁶ S ⁵ A Z ³	S ¹ a Z ¹ S ¹ a Z ³	S ¹ A Z ³ S ¹ A Z ⁶ S ¹ a Z ³	S ¹ A Z ¹ S ¹ A Z ⁶	S ⁵ A Z ³ S ² a Z ³	—	10A : 10a	1AA : 2Aa : 1aa
			Несовм.	—	—	S ¹ A Z ⁶	S ⁵ A Z ¹ S ⁵ A Z ⁶	S ² a Z ⁶ S ² a Z ⁴ S ² a Z ⁶	S ⁵ A Z ⁶ S ¹ a Z ⁶	S ⁵ A Z ⁴ S ⁵ A Z ⁶ S ² a Z ⁴ S ² a Z ⁶			

типа ($1AA:3Aa:2aa$) или $1/2$ таких растений ($1Aa:1aa$). В зависимости от доли таких семей итоговое отклонение по каждой комбинации от соотношения $1AA:2Aa:1aa$ может быть от сравнительно небольшого ($17AA:39Aa:22aa$) до весьма значительного ($1AA:6Aa:5aa$).

Комбинации третьей группы (типа $aa S^{\text{гом}} \times AA S^{\text{гет}}$) характеризуются наличием от 23 до 80% семей F_2 от парных переопылений между растениями F_1 , в которых, напротив, растений рецессивного типа всего $1/6$ ($2AA:3Aa:1aa$) или вовсе нет ($1AA:1Aa$). Поэтому в зависимости от процента таких семей общие итоговые соотношения в расщеплении по гену A в разных комбинациях третьей группы характеризуются отклонением от соотношения $1AA:2Aa:1aa$ в сторону меньшей частоты растений рецессивного типа.

Лишь в случае комбинаций четвертой группы ($S^{\text{гом}} \times S^{\text{гом}}$) ожидается, что все семьи F_2 от парных переопылений между растениями F_1 должны давать расщепление $1AA:2Aa:1aa$.

Итак, приведенные в табл. 29 результаты нашего теоретического анализа показывают, что в 24 из 27 рассмотренных комбинаций скрещивания $AA \times aa$ между двумя растениями ржи образуются гибридные растения Aa с такой структурой по аллелям генов S и Z , что парные переопыления между ними дают семьи F_2 с разнообразными отклонениями от соотношения $1AA:2Aa:1aa$, наряду с некоторым количеством семей, где это соотношение реализуется. Таким образом, рассмотренное ограничение количества переопыляемых растений F_1 (парные переопыления) может при небольшом числе растений F_1 существенно сказаться на расщеплении в F_2 по гену ржи, тесно сцепленному с одним из генов несовместимости. В некоторых же комбинациях скрещиваний (группы вторая и третья табл. 29) даже суммарный учет расщепления во всех семьях F_2 выявляет более или менее выраженное отклонение от соотношения $1AA:2Aa:1aa$.

Можно предположить иной способ получения F_2 — путем переопыления всей совокупности растений F_1 в пределах каждой из 27 исследуемых комбинаций (изоляция целой деланки растений F_1 каким-либо изолятором или выращивание растений F_1 одной комбинации на изолированном участке) и проанализировать, какое влияние это изменение биологического способа получения F_2 (много генотипов опылителей вместо одного) окажет на выявление расщепления по гену A .

В табл. 31 вновь подробно рассмотрена комбинация 2 (нумерация согласно табл. 28) — та же, что и в табл. 30. Для каждого из восьми типов растений F_1 определено соотношение совместимых по отношению к нему пыльцевых зерен с аллелью A и с аллелью a , образуемых всей совокупностью растений F_1 . Видно, что совместимые по отношению к растениям первой и четвертой групп пыльцевые зерна всей совокупности

растений F_1 содержат аллели A и a с равной частотой ($1A:1a$). Вследствие этого переопыление растений первой и четвертой групп всей совокупностью пыльцы растений F_1 должно приводить к тому, что в семьях F_2 , заложенных от отдельных растений этих двух групп, должно наблюдаться расщепление $1AA:2Aa:1aa$. Совместимые по отношению к растениям второй группы пыльцевые зерна содержат аллели A и a в соотношении $2A:5a$. Отсюда, в семьях F_2 , заложенных от растений этой группы, ожидается измененное расщепление ($2AA:7Aa:5aa$), характеризующееся увеличенной долей растений рецессивного типа. Совместимые по отношению к растениям третьей группы пыльцевые зерна содержат противоположное соотношение аллелей A и a — $5A:2a$. Вследствие этого в семьях F_2 , заложенных от растений этой группы, ожидается снижение доли растений рецессивного типа ($5AA:7Aa:2aa$). Суммарный же учет расщепления во всех типах семей F_2 по комбинации № 2 дает соотношение $1AA:2Aa:1aa$.

Подобный теоретический анализ был проведен для всех 27 комбинаций, перечисленных в табл. 28. Эти результаты приведены в табл. 32. Видно, что при переопылении всех растений F_1 8 из 12 комбинаций первой группы ($S^{гет} \times S^{гет}$) все 100% семей F_2 должны выявить расщепление $1AA:2Aa:1aa$. Это не было характерно ни для одной из комбинаций первой группы при скрещивании семей F_2 за счет парных переопылений между растениями F_1 (см. табл. 29). Но в четырех комбинациях (одна из них — подробно рассмотренная комбинация 2) первой группы и при переопылении всех растений F_1 лишь 50% семей F_2 должны выявить расщепление $1AA:2Aa:1aa$, а другая половина семей F_2 характеризуется отклонениями в расщеплении по гену A . Эти отклонения, однако, «взаимно уничтожаются» при суммарном учете расщепления во всех семьях F_2 каждой из этих четырех комбинаций, так что суммарное расщепление оказывается $1AA:2Aa:1aa$.

Переопыление всех растений F_1 каждой из комбинаций, входящих во вторую ($aa S^{гет} \times AA S^{гом}$) и третью ($aa S^{гом} \times AA S^{гет}$) группы, приводит к весьма интересному результату. Лишь по две комбинации из второй группы и третьей группы дают половину семей F_2 , в которых выявляется соотношение $1AA:2Aa:1aa$. Другая половина семей F_2 в этих комбинациях демонстрирует иной характер расщепления — $2AA:5Aa:3Aa$ или $2AA:7Aa:5aa$ (комбинации второй группы), $3AA:5Aa:2aa$ или $5AA:7Aa:2aa$ (комбинации третьей группы). Остальные четыре комбинации во второй группе и четыре — в третьей группе вообще не дают семей F_2 с расщеплением $1AA:2Aa:1aa$. Во всех комбинациях второй группы и третьей группы суммарное расщепление в семьях F_2 в большей или меньшей степени отклоняется от соотношения $1AA:2Aa:1aa$, в комбинациях второй группы увеличена доля растений рецессивного фенотипа.

Таблица 32. Расщепление в семьях F_2 , полученных при опылении отдельных растений F_1 пыльцой всех остальных растений F_1 , при различных комбинациях скрещивания между исходными растениями (номера комбинаций те же, что и в таблицах 28 и 29)

Группа	№ комбинации	Соотношение в семьях F_2 с расщеплением по гену a							Суммарное расщепление в семьях F_2 по гену a
		1AA : 2Aa : 1aa	2AA : 7Aa : 5aa	5AA : 7Aa : 2aa	2AA : 1Aa : 3aa	3AA : 5Aa : 2aa	1AA : 1Aa	1Aa : 1aa	
I	1	50,0	—	—	25,0	25,0	—	—	1AA : 2Aa : 1aa
	2	50,0	25,0	25,0	—	—	—	—	То же
	3	50,0	25,0	25,0	—	—	—	—	" "
	4	50,0	—	—	—	—	25,0	25,0	" "
	5	100,0	—	—	—	—	—	—	" "
	6	100,0	—	—	—	—	—	—	" "
	7	100,0	—	—	—	—	—	—	" "
	8	100,0	—	—	—	—	—	—	" "
	9	100,0	—	—	—	—	—	—	" "
	10	100,0	—	—	—	—	—	—	" "
	11	100,0	—	—	—	—	—	—	" "
	12	100,0	—	—	—	—	—	—	" "
II	13	50,0	—	—	50,0	—	—	—	9AA : 20Aa : 11aa
	14	50,0	50,0	—	—	—	—	—	11AA : 28Aa : 17aa
	15	—	50,0	—	50,0	—	—	—	12AA : 35Aa : 23aa
	16	—	—	—	100,0	—	—	—	2AA : 5Aa : 3aa
	17	—	50,0	—	—	—	—	50,0	1AA : 7Aa : 6aa
	18	—	100,0	—	—	—	—	—	2AA : 7Aa : 5aa
III	19	50,0	—	—	—	50,0	—	—	11AA : 20Aa : 9aa
	20	50,0	—	50,0	—	—	—	—	17AA : 28Aa : 11aa
	21	—	—	50,0	—	50,0	—	—	23AA : 35Aa : 12aa
	22	—	—	50,0	—	—	50,0	—	6AA : 7Aa : 1aa
	23	—	—	—	—	100,0	—	—	3AA : 5Aa : 2aa
	24	—	—	100,0	—	—	—	—	5AA : 7Aa : 2aa
IV	25	100,0	—	—	—	—	—	—	1AA : 2Aa : 1aa
	26	100,0	—	—	—	—	—	—	То же
	27	100,0	—	—	—	—	—	—	" "

типа, в комбинациях третьей группы таких растений меньше $\frac{1}{4}$.

В комбинациях четвертой группы ($S^{\text{гом}} \times S^{\text{гом}}$) все семьи F_2 демонстрируют расщепление $1AA:2Aa:1aa$. Этот результат аналогичен тому, который получается при парном переопылении растений F_1 в этих комбинациях (см. табл. 29).

Итак, изменение режима опыления растений F_1 с парных переопылений на переопыление между всеми растениями в пределах комбинации должно существенным образом сказываться лишь на 8 комбинациях из 12, принадлежащих к первой группе. В них все семьи F_2 демонстрируют расщепление $1AA:2Aa:1aa$. В то же время 12 комбинаций, принадлежащих ко второй и третьей группам, и при переопылении всех растений F_1 выявляют значительные отклонения в расщеплении от соотношения $1AA:2Aa:1aa$.

Таким образом, теоретический анализ наследования гена ржи, тесно сцепленного с одним из генов, контролирующих реакцию несовместимости, выявляет важность выполнения двух методических моментов при проведении генетического анализа растений со строгим перекрестным опылением:

- 1) необходимость вовлечения в исходное скрещивание большого числа растений как материнской формы, так и отцовской, при этом обогащается генетический состав F_1 по разнообразным аллелям генов S и Z ;

- 2) необходимость выращивания большого количества (хотя бы нескольких десятков) растений F_1 и осуществления переопыления между всеми ними под общим изолятором или на изолированном участке.

Несоблюдение этих условий может, как мы показали, привести к закономерному отклонению выявляемого в F_2 расщепления от соотношения $1AA:2Aa:1aa$ при моногенном различии между скрещиваемыми формами, гомозиготными по тому признаку, наследование которого изучается.

В обзоре, посвященном генетике несовместимости у растений, Стоут [Stout, 1938] подчеркивал, что при гаметофитной системе контроля несовместимости осуществляется частично селективное оплодотворение и некоторые классы генетической рекомбинации вследствие этого могут отсутствовать в потомстве. Лундквист [Lundqvist, 1956], оценивая возможность наличия гаметофитного контроля несовместимости у ржи, также отмечал, что может происходить ингибирование части пыльцевых зерен в некоторых комбинациях опыления и в силу этого — возможна «неполнота» расщепления, отсутствие части генотипов в потомстве. Демонстрация этих положений на конкретном материале ограничивалась лишь исследованием генотипов по аллелям самих генов несовместимости (S и Z). Поскольку работа эта чрезвычайно трудоемкая, детально было проанализировано лишь небольшое количество инбредных потомств или не-

сколько комбинаций скрещивания [East, Mangelsdorf, 1925, 1926; Lundqvist, 1956]. В отношении характера наследования генов, сцепленных с геном, контролирующим реакцию несовместимости, сведения в литературе весьма немногочисленны [de Nettancourt, 1972]. Наиболее четкие и детально проанализированные результаты — описанные Бриджером и Мангельсдорфом [Brieger, Mangelsdorf, 1927] факты необычного наследования гена *C* (определяет у *Nicotiana sanderae* наличие антоциановой окраски цветков, оснований стебля и семенной кожуры), который оказался довольно тесно сцепленным с геном *S* (кроссинговер 18%). При скрещивании гетерозиготных растений *Cc* были получены ожидаемые отклонения от соотношения 3*C*—:1*cc* — недостаток белоцветковых растений *cc* при скрещивании ♀ $S^1c/S^3c \times \delta S^2c/S^3c$ (68*C*—:14*cc*) и избыток их при скрещивании ♀ $S^1c/S^3C \times \delta S^2c/S^3C$ (342*C*—:246*cc*). Ожидаемые отклонения от соотношения 1*C*—:1*cc* были получены в анализирующем скрещивании — недостаток белоцветковых растений при скрещивании ♀ $S^1c/S^3c \times \delta S^2C/S^3c$ (1062*Cc*:239*cc*) и избыток их при скрещивании ♀ $S^1c/S^3c \times \delta S^2c/S^3C$ (69*Cc*:201*cc*). Райли [Riley, 1944] сообщил о подобных отклонениях в расщеплении по двум генам у *Nemesia strumosa*, сцепленным с фактором несовместимости. Ссылки еще на несколько сообщений такого рода приводит де Неттанкурт [de Nettancourt, 1972]. Таковы имеющиеся в литературе факты, свидетельствующие об особенностях в наследовании генов, сцепленных с генами, контролирующими гаметофитную несовместимость.

3. АНАЛИЗ СЦЕПЛЕНИЯ МЕЖДУ ГЕНАМИ, КОНТРОЛИРУЮЩИМИ НЕСОВМЕСТИМОСТЬ, И ДРУГИМИ ГЕНАМИ РЖИ

Рассмотренные в предыдущем разделе особенности наследования генов, тесно сцепленных с основными генами несовместимости (*S* или *Z*), при скрещиваниях между единичными растениями и парных переопылениях между растениями F_1 могут быть использованы и как тест на наличие такого сцепления. При этом необходимо осуществить скрещивание и переопыление растений F_1 именно указанным образом и выяснить, влияет ли такое ограничение количества *S*- и *Z*-аллелей в анализируемом материале на расщепление в F_2 по какому-либо гену.

Можно выявлять гены, сцепленные с основными генами несовместимости, используя и другой подход. В главе 7 уже была рассмотрена генетическая природа автофертильности у ржи. Автофертильные формы несут мутантные, неактивные аллели гена *S* или гена *Z* — так называемые *S^f*- или *Z^f*-аллели. Скрещивание автостерильных форм, несущих активные аллели генов *S* и *Z*, с автофертильными линиями дает гетерозиготы типа S^nS^f или Z^nZ^f .*) При самоопылении таких растений оплодотво-

* S^n и Z^n — любые активные аллели генов *S* и *Z*.

рение осуществляется только за счет пыльцевых зерен, несущих S^f или Z^f -аллель. Поэтому при самоопылении гибридов между автофертильными и автостерильными формами ржи можно ожидать отклонений в расщеплении по генам, сцепленным с геном S или геном Z .

Генотип автофертильной линии по генам S и Z может быть либо $S^f S^f Z^n Z^n$, либо $S^n S^n Z^f Z^f$, либо $S^f S^f Z^f Z^f$. По гену A , полностью сцепленному с геном S , генотип гибридов F_1 может быть, в зависимости от типа использованной в скрещивании линии, либо $aS^n/AS^f Z^n Z^n$, либо $aS^n/AS^f Z^n Z^f$, либо $aS^n/AS^n Z^n Z^f$, если автофертильные линии несут доминантную аллель A , а автостерильные формы — рецессивную аллель a (схема 1). Если автофертильные линии маркированы рецессивной аллелью a , то структура F_1 может быть соответственно либо $aS^f AS^n Z^n Z^n$, либо $aS^f/AS^n Z^n Z^f$, либо $aS^n/AS^n Z^n Z^f$. На схеме 1

$$F_1 \frac{aS^n}{AS^f} \frac{Z^f}{Z^n} \otimes$$

♀	♂	$AS^f Z^f$ (или Z^n)
aS^n (Z^f или Z^n)		Aa
AS^f (Z^f или Z^n)		AA

F_2 A — (без расщепл.)

$$F_1 \frac{AS^n}{aS^f} \frac{Z^f}{Z^n} \otimes$$

♀	♂	$aS^f Z^f$ (или Z^n)
AS^n (Z^f или Z^n)		Aa
aS^f (Z^f или Z^n)		aa

F_2 $1Aa : 1aa$

$$F_1 \frac{AS^f}{aS^n} \frac{Z^f}{Z^n} \otimes$$

♀	♂	$AS^f Z^f$	$aS^f Z^f$
AS^f (Z^n или Z^f)		AA	Aa
aS^f (Z^n или Z^f)		Aa	aa

F_2 $3A - : 1aa$

$$F_1 \frac{aS^n}{AS^f} \frac{Z^f}{Z^n} \otimes$$

♀	♂	$aS^n Z^f$	$AS^f Z^n$	$AS^f Z^f$
aS^n (Z^n или Z^f)		aa	Aa	Aa
AS^f (Z^f или Z^n)		Aa	AA	Aa

F_2 $5A - : 1aa$

$$F_1 \frac{AS^n}{aS^f} \frac{Z^f}{Z^n} \otimes$$

♀	♂	$AS^n Z^f$	$aS^f Z^n$	$aS^f Z^f$
AS^n (Z^n или Z^f)		AA	Aa	Aa
aS^f (Z^n или Z^f)		Aa	aa	aa

F_2 $2A - : 1aa$

Схема 1. Наследование признака у ржи в F_2 от самоопыления автофертильных гибридов F_1 , если определяющий этот признак ген полностью сцеплен с одним из факторов самонесовместимости.

обозначены типы пыльцевых зерен, функционирующих при самоопылении гибридов каждого типа, и ожидаемое расщепление по гену A в семьях F_2 . При использовании в скрещивании линий $S^f S^f Z^n Z^n$ в семьях F_2 ожидается либо отсутствие расщепления по фенотипу ($1AA:1Aa$), либо соотношение $1Aa:1aa$. При использовании в скрещивании линий $S^f S^f Z^f Z^f$ в семьях F_2 ожидается либо соотношение $5A-:1aa$, либо $2A-:1aa$. Если же в скрещивания вовлекаются линии $S^n S^n Z^f Z^f$, то в семьях F_2 ожидается соотношение $3A-:1aa$.

Таблица 33. Возможные типы расщеплений в индивидуальных потомствах F_2 автофертильных гибридов типа: автостерильная форма aa × автофертильная линия AA (при полном сцеплении между A и S)

Линия	Автостерильная форма			
	$\frac{aS^1}{aS^2}$ $\frac{Z^3}{Z^4}$	$\frac{aS^f}{aS^n}$ $\frac{Z^3}{Z^1}$	$\frac{aS^1}{aS^2}$ $\frac{Z^f}{Z^n}$	
$\frac{AS^1}{AS^2}$ $\frac{Z^n}{Z^n}$	Без расщепл. $A-$	Без расщепл. $A-$	Без расщепл. $A-$	
		$3A-:1aa$	$5A-:1aa$	
$\frac{AS^n}{AS^n}$ $\frac{Z^f}{Z^f}$	$3A-:1aa$	$3A-:1aa$	$3A-:1aa$	
		$2A-:1aa$		
$\frac{AS^1}{AS^1}$ $\frac{Z^f}{Z^f}$	$5A-:1aa$	$5A-:1aa$	$5A-:1aa$	
		$3A-:1aa$	$3A-:1aa$	
$\frac{AS^1}{AS^f}$ $\frac{Z^f}{Z^n}$	Без расщепл. $A-$	Без расщепл. $A-$	Без расщепл. $A-$	
		$5A-:1aa$	$5A-:1aa$	
		$3A-:1aa$	$3A-:1aa$	
$\frac{AS^1}{AS^n}$ $\frac{Z^f}{Z^f}$	$5A-:1aa$	$5A-:1aa$	$5A-:1aa$	
		$3A-:1aa$		
	$3A-:1aa$	$2A-:1aa$	$3A-:1aa$	
$\frac{AS^f}{AS^n}$ $\frac{Z^f}{Z^n}$	Без расщепл. $A-$	Без расщепл. $A-$	Без расщепл. $A-$	
		$1A-:1aa$		
	$5A-:1aa$	$2A-:1aa$	$5A-:1aa$	
	$3A-:1aa$	$5A-:1aa$	$3A-:1aa$	
		$3A-:1aa$		

Такие результаты ожидаются в тех случаях, когда линии гомозиготны по S^f - и Z^f -аллели, а автостерильные родительские формы не содержат аллелей S^f или Z^f . Если же одно из этих условий или оба не выполняются, то в одной гибридной комбинации можно ожидать семьи F_2 с разными типами расщепления. Эти возможности рассмотрены в таблицах 33 и 34. В первых трех строках второй графы каждой из этих таблиц помещены те же ожидаемые результаты, которые подробнее были рассмотрены в схеме 1. Видно, что в случаях гетерозиготности ли-

Таблица 34. Возможные типы расщепления в индивидуальных потомствах F_2 автофертильных гибридов типа: автостерильная форма $AA \times$ автофертильная линия aa (при полном сцеплении между A и S)

Линия	Автостерильная форма					
	$\frac{AS^1}{AS^2}$	$\frac{Z^3}{Z^4}$	$\frac{AS^f}{AS^n}$	$\frac{Z^3}{Z^1}$	$\frac{AS^1}{AS^2}$	$\frac{Z^f}{Z^n}$
$\frac{aS^f}{aS^f}$ $\frac{Z^n}{Z^n}$	1Aa : 1aa		1Aa : 1aa		1Aa : 1aa	
			3A- : 1aa		2A- : 1aa	
$\frac{aS^n}{aS^n}$ $\frac{Z^f}{Z^f}$	3A- : 1aa		3A- : 1aa		3A- : 1aa	
			5A- : 1aa			
$\frac{aS^1}{aS^1}$ $\frac{Z^1}{Z^1}$	2A- : 1aa		2A- : 1aa		2A- : 1aa	
			3A- : 1aa		3A- : 1aa	
$\frac{aS^f}{aS^f}$ $\frac{Z^1}{Z^n}$	1Aa : 1aa		1Aa : 1aa		1Aa : 1aa	
			2A- : 1aa		2A- : 1aa	
	2A- : 1aa		3A- : 1aa		3A- : 1aa	
$\frac{aS^f}{aS^n}$ $\frac{Z^f}{Z^f}$	2A- : 1aa		2A- : 1aa		2A- : 1aa	
			3A- : 1aa		3A- : 1aa	
	3A- : 1aa		5A- : 1aa		3A- : 1aa	
$\frac{aS^f}{aS^n}$ $\frac{Z^f}{Z^n}$	1Aa : 1aa		1Aa : 1aa		1Aa : 1aa	
	2A- : 1aa		2A- : 1aa		2A- : 1aa	
			3A- : 1aa			
	3A- : 1aa		5A- : 1aa		3A- : 1aa	
			Без расщепл. A -			

Таблица 35. Отклонения от соотношения 3:1 в расщеплении по наличию лигулы и форме колоса в семьях F_2 от самоопыления гибридов F_1

Родительские формы		F ₁				При теоретически ожидаемом 3:1		Оценка однородности расщепления в семьях F ₂		
Ф	Ф	Год	Делянок	Возможные расщепления		χ ²	P	число степеней свободы	χ ²	P
				лигула - без	лигула - с					
Гибриды (безлигульная автостерильная × с лигулой автофертильная)										
ГК-84	В-445/71	1973	380—385	69	4	14,84	< 0,01	*		
То же	ББВЧ-1а	1973	360—368							
		1974	892—901	514	35	101,57	< 0,01	*		
Гибриды (с лигулой автостерильная × безлигульная автофертильная)										
Б6Л-1а	ГК-112	1974	903—910	475	433	280,70	< 0,01	18	18,31	> 0,30
		1975	536—546							
ГК-21	КБВ6Л-243/74	1976	519—525							
		1977	592—599	604	487	224,40	< 0,01	22	20,53	> 0,50
		1978	513—523							
Гибриды (с нормальным колосом автофертильная × ветвистоколосая автостерильная)										
ББВЧ-1а	ГК-112	1973	336—341	105	22	3,99	> 0,025	3	3,91	> 0,25
Б6Л-1а	То же	1974	903—910	830	98	103,20	< 0,01	16	22,33	> 0,10
		1975	536—546							

Примечание. Формы ГК — автостерильные образцы генетической коллекции; остальные — линии. * — нет возможности оценить однородность расщепления в семьях из-за малой величины теоретически ожидаемого для класса «без лигулы» в каждой семье.

ний по аллелям S^f и (или) Z^f , а также при наличии у автостерильной родительской формы некоторого количества растений с аллелями S^f или Z^f в F_2 в пределах одной комбинации ожидаются семьи с разными соотношениями растений доминантного и рецессивного фенотипа. Если линия (хотя бы некоторые ее растения) гетерозиготна по обоим генам — и по аллели S^f , и по аллели Z^f , а у автостерильной родительской формы встречается аллель S^f , то в такой комбинации можно ожидать семьи F_2 с пятью различными соотношениями по гену A (нижняя клетка третьей графы в табл. 33 и 34).

Все эти ожидаемые результаты рассчитаны исходя из предположения о полном сцеплении между генами A и S и потому представляют собой предельные варианты. Вторым пределом всегда является соотношение 3:1 — для генов, настолько далеко удаленных от гена S , что сцепления между ними не обнаруживается. При неполном, но достаточно тесном сцеплении ожидаются соотношения, более или менее приближенные к предельному $3A : 1aa$.

В проведенных нами скрещиваниях между автостерильными формами ржи и автофертильными линиями мы получили различные результаты в разных комбинациях. В некоторых из них в семьях F_2 получены отклонения от соотношения 3:1 по наличию лигулы и форме колоса (табл. 35). В пределах каждой комбинации расщепления в семьях однородны. В семьях F_2 гибридов типа elS^n/ElS^f наблюдается выщепление всего менее чем 10% безлигульных растений, что является, по-видимому, результатом редко осуществляющегося кроссинговера между тесно сцепленными генами el и S и образования пылевых зерен elS^f . Аналогичный результат получен в семьях F_2 гибридов типа mS^n/MS^f , но частота рецессивных гомозигот ветвистоколоных растений несколько больше. По-видимому, сцепление между генами m и S более слабое, рекомбинация осуществляется с большей частотой.

В семьях F_2 гибридов типа elS^f/ElS^n (табл. 35) получено ожидаемое отклонение противоположного порядка — весьма значительное увеличение доли безлигульных растений, в одной комбинации почти до 50%. Именно такой результат ожидается при тесном сцеплении генов El и S .

Следует подчеркнуть, что отклонения в расщеплении в семьях F_2 по обоим признакам — наличию лигулы и форме колоса, ожидаемые при сцеплении генов el и m с одним из генов несовместимости, получены в одной и той же комбинации — линия ББЛ-1а × ГК-112 (автофертильная линия — безлигульная, с нормальным колосом, автостерильный образец ГК-112 — с лигулой, ветвистоколосый). Структура этого гибрида ($elMS^f/ElmS^n$) позволяла ожидать в семьях F_2 от самоопыления растений F_1 значительно более $1/4$ безлигульных растений и одновременно значительно менее $1/4$ ветвистоколосых расте-

Таблица 36. Совместное наследование формы колоса и наличия лигулы в семьях F_2 от самоопыления автофертильных растений F_1 гибрида: линия ББЛ-1а \times ГК-112

№ семьи F_2	Количество растений F_2			
	с нормальным колосом		с ветвистым колосом	
	с лигулой	без лигулы	с лигулой	без лигулы
903	27	31	3	0
904	10	17	2	0
905	24	29	6	1
906	32	30	2	1
907	22	17	2	0
908	8	12	1	0
909	23	26	7	0
910	25	26	4	0
536	24	28	6	3
537	14	18	5	0
538	39	19	11	2
539	8	6	2	0
540	15	19	3	3
541	37	38	8	0
542	10	17	5	1
543	16	22	6	1
544	23	18	3	0
545	19	31	5	1
546	23	16	4	0
Всего	390	440	85	13
Теоретически ожидаемое при независимом наследовании генов:				
el и m	424,8	405,2	50,2	47,8
l	-34,8	+34,8	-34,8	-34,8
m	15,2	15,1	6,9	6,7
l, m	2,29	2,30	5,04	5,19

Примечание. Семьи № 903—910 выращены в 1973/74 г., семьи № 536—546 — в 1974/75 г.

ний. Приведенные в табл. 36 данные показывают, что именно такие отклонения в расщеплении по генам el и m и получены во всех 19 исследованных семьях F_2 . Безлигульных растений выщеплялось около 50%, а ветвистоколосых — всего немногим более 10%. Несмотря на такие противоположные отклонения в расщеплении по каждому из генов, можно с использованием четырехпольной таблицы [Рокицкий, 1967] оценить вероятность предположения о независимом наследовании этих генов. Вероятность такого предположения оказывается ничтожно малой ($\chi^2=55,31$; $P<0,01$). Приведенные в таблицах 35 и 36 результаты свидетельствуют о наличии сцепления между генами el

и m и геном S . В комбинации, рассмотренные в таблицах 35 и 36, вовлечены линии ржи, генотип которых, по-видимому, $S^f S^f Z^u Z^u$. Если бы генотип этих линий был $S^f S^f Z^f Z^f$, то в семьях F_2 было бы не менее $1/6$ растений рецессивного фенотипа в случае гибридов типа $aS^n/aS^f Z^u Z^f$ и не более $1/3$ таких растений в случае гибридов типа $AS^n/aS^f Z^u Z^f$ (см. схему 1). Наличие кроссинговера между изучаемыми генами и геном S должно было бы еще больше сдвинуть эти соотношения в сторону 3:1. Но в изученных гибридах первого типа растений рецессивного фенотипа меньше $1/6$, а в гибридах второго типа их больше $1/3$. Таким образом, данные линии, по-видимому, действительно имеют генотип $S^f S^f Z^u Z^u$.

В табл. 37 приведены комбинации, в которых при анализе семей F_2 от самоопыления растений F_1 выявлено только расщепление 3:1 по наличию лигулы. Семьи F_2 однородны по соотношению в них растений доминантного и рецессивного фенотипа. Следовательно, использованные в этих скрещиваниях линии имеют, по-видимому, генотип $S^n S^n Z^f Z^f$.

В табл. 38 анализируются результаты, демонстрирующие отклонения

Таблица 37. Расщепление по наличию лигулы в семьях F_2 от самоопыления автофертильных растений F_1 гибридов типа: безлигульная автостерильная \times с лигулой автофертильная *

Родительские формы		Линия		число растений		При теоретическом ожидаемом 3:1		Оценка однородности расщепления в семьях F_2		
♀	♂	F_1	Линия	с лигулой	без лигулы	χ^2	P	число степеней свободы	χ^2	P
ГК-85	Ч-252-57	1973	326-321	114	36	0,08	$>0,75$	7	4,20	$>0,75$
То же	М-1а	1973	35-37	27	11	0,32	$>0,50$	1	2,75	$>0,05$
ГК-84	Ф-1а	1973	3,6-3,78	125	37	0,40	$>0,50$	5	9,04	$>0,10$
То же	Ст191-5	1974	912-913	127	53	1,90	$>0,10$	2	2,21	$>0,30$
			915-917							
			1022-1028	103	26	1,61	$>0,20$	3	2,34	$>0,50$
ГК 9	О-1а	1973	5,5-5,13							
ГК-113	БОП-37974	1973	6,5-12,3	284	84	0,93	$>0,30$	8	7,75	$>0,40$
			488-197	655	196	1,76	$>0,10$	9	10,97	$>0,25$
П-168	ГК-113	1978	51,1-51,1	63	30	2,61	$>0,10$	1	0,01	$>0,95$
Б-327 75	ГК-84	1978								

* См. примечание к табл. 35.

Таблица 38. Различные типы расщепления по наличию линии в разных семьях F_2 от самоопыления гибридов F_1 , одной из родительских форм которых является автофертильная линия.*

Родительские формы		F ₁				При теоретически ожидаемом 3:1		Оценка однородности расщепления в семьях F ₂			
♀	♂	Год	Детины	количество растений		χ ²	P	Число степеней свободы	χ ²	P	
				с линией	без линии						
Гибриды (безлигузная автофертильная × с лигулой автофертильная)											
ГК-9	Ку. 1а	1972	522-531	891	266	22,65	< 0,01	9	72,69	< 0,01	
			522, 523	532	32	59,02	< 0,01	4	1,48	> 0,80	
			528, 530, 534	194	76	6,10	> 0,30	2	0,25	> 0,80	
			524, 527, 529	195	38	6,10	> 0,01	1	0,85	> 0,30	
ГК-65	ККу-220/74	1976	526-534	667	150	14,12	< 0,01	15	24,33	> 0,05	
			526-531	470	139	2,73	> 0,05	12	10,09	> 0,50	
		1977	609-611	470	139	2,73	> 0,05	12	10,09	> 0,50	
			612-614	138	11	20,11	< 0,01	2	2,88	> 0,20	
			608, 610, 613	347	47	23,31	< 0,01	5	23,16	< 0,01	
			546-552	341	36	3,22	> 0,05	2	0,85	> 0,50	
ГК-113	Ч-241/68	1976	625, 630, 632	176	15	29,85	< 0,01	1	0,78	> 0,30	
			627-629	1	1	4,27	> 0,125	1	0,78	> 0,30	
		1977	631	1	1	4,27	> 0,125	1	0,78	> 0,30	
			626	1	1	4,27	> 0,125	1	0,78	> 0,30	
			Гибриды (с лигулой автофертильная × безлигульная автофертильная)								
			ГК-80	КВВ6.1-917/79	1972	535-544	651	484	130,20	< 0,01	11
535, 536	211	259				191,53	< 0,01	3	5,89	> 0,10	
542, 543	212	112				15,82	< 0,01	3	2,71	> 0,30	
534, 537	198	63				0,10	0,75	3	1,63	> 0,50	
540, 541	198	63				0,10	0,75	3	1,63	> 0,50	

* См. примечание к табл. 35.

в расщеплении от соотношения 3:1. В семьях F_2 гибрида с участием линии ККу-220/74 суммарное расщепление четко отличается от ожидаемого при соотношении 3:1 ($\chi^2=12,12$; $P<0,01$), но семьи эти неоднородны. В большей части семей соотношение 3:1 реализуется достаточно хорошо ($\chi^2=2,73$; $P>0,05$), а в трех семьях выщепляется всего около 10% безлигульных растений. В пределах каждой группы расщепление в семьях однородно. Такой результат ожидается если у автостерильной формы встречаются отдельные растения с аллелью S^f : $AS^f/AS^fZ^nZ^n \times aS^f/aS^nZ^nZ^n$ (см. табл. 33). Линия ККу220/74 имеет, по-видимому, генотип $S^fS^fZ^nZ^n$.

В других двух комбинациях — с участием линий Ку-1а и Ч-241/68 выделяется по 3 группы семей F_2 : в некоторых расщепление соответствует ожидаемому при соотношении 3:1, в других выщепляется всего около 10% безлигульных растений (результат кроссинговера между генами el и S), в третьих доля безлигульных растений, наоборот, повышена примерно до $1/3$. В пределах каждой группы расщепление в семьях однородно. Такой результат ожидается при наличии в линии гетерозиготности по аллелям S^f и Z^f и одновременно — при наличии в автостерильной форме отдельных растений с аллелью S^f : $AS^f/AS^nZ^fZ^n \times aS^f/aS^nZ^nZ^n$ (см. табл. 33).

Семьи F_2 гибрида с участием линии КВВЛ-917/70 также оказались неоднородны. В четырех из них расщепление не отличается от ожидаемого при соотношении 3:1 ($\chi^2=0,10$; $P>0,75$), в четырех безлигульных растениях было около 50%. В пределах каждой группы расщепление в семьях было однородным. Этот результат ожидается при наличии в линии растений, гетерозиготных по аллели Z^f , и одновременно — при наличии в автостерильной форме отдельных растений с аллелями S^f и Z^f : например $aS^f/aS^fZ^fZ^n \times AS^n/AS^fZ^nZ^n$ (см. табл. 34).

На основании приведенных выше данных по анализу расщеплений в семьях F_2 , демонстрирующих отклонения от соотношения 3:1, можно рассчитать величину рекомбинации между генами S и el .

Пять из восьми рассмотренных групп семей F_2 : № 380—385; № 360—368, 892—901 (табл. 35), № 522, 523, 528, 530, 531; № 608, 610, 613; № 627—629 (табл. 38) — это потомства растений F_1 $elS^n/ElS^fZ^nZ^n$. Если p — величина рекомбинации между el и S , то доля растений рецессивного фенотипа равна $0,5 p$. Расчет p в пяти группах семей дал значения 10,96; 12,74, 21,98, 18,40 и 15,70%. Две группы семей F_2 : № 903—910, 536—546 и № 519—525, 592—599, 513—523 (табл. 35) — это потомства гибридов F_1 $elS^f/ElS^nZ^nZ^n$. В этом случае доля растений рецессивного фенотипа равна $0,5 (1-p)$. Для этих двух групп семей расчет дал значения p , равные 2,40 и 10,80%. Семьи № 525 и 526 (табл. 38) — это потомства растений F_1 $elS^f/ElS^nZ^nZ^f$, в этом случае доля растений рецессивного фенотипа равна

$0,5 \times \left(\frac{1-p}{2} + \frac{p}{4} \right) : 0,75 = \frac{2-p}{6}$. Величина p по результатам расщепления в этих двух семьях оказывается равной 13,43%. Надо вместе с тем учесть, что расщепление в двух группах семей (№ 535, 536, 542, 543 и № 534, 537, 540, 544 — см. табл. 38) соответствует предположению о полном сцеплении генов el и S^f — рекомбинации между этими генами не выявляется. Из полученных значений p был проведен расчет средней частоты рекомбинации между генами el и S по методу взвешенной средней [Inniger, Henderson, 1943]. При этом исключены из расчета оба крайних значения p (2,40% и 21,98%), заметно отличающиеся от всех остальных. Величина средней взвешенной оказывается равной 12,21%. Это значение близко к тем предварительным оценкам частоты рекомбинации между генами S и el ($10,84 \pm 1,54\%$ и $10,26 \pm 1,98\%$), которые были получены нами ранее [Федоров и др., 1975].

Такой же расчет величины рекомбинации между генами m и S по результатам учета расщепления в семьях F_2 аналогичных скрещиваний дал следующие значения p : $34,6 \pm 4,22\%$, $21,1 \pm 1,34$; $16,1 \pm 1,84$ и $14,7 \pm 2,48\%$. Рассчитанная на основе этих значений средняя взвешенная равна 19,45%.

По видимому, исследованные нами гибриды различаются по факторам, влияющим на частоту рекомбинации, из-за чего в некоторых случаях выявляется чрезвычайно низкий, а в других — весьма высокий уровень кроссинговера. Для проверки этого предположения необходимы специальные исследования.

Итак, теоретическое рассмотрение показало, что у гибридов между автофертильными и автостерильными формами ржи может наблюдаться измененный характер расщепления в индивидуальных потомствах F_2 , полученных путем самоопыления растений F_1 . Такие изменения в расщеплении ожидаются в случае тесного сцепления исследуемого гена с одним из основных генов несовместимости. Полученные нами данные по такого рода гибридам выявили наличие сцепления между геном S и генами m и el . Одновременно оказалось возможным и охарактеризовать генотипы исследованных автофертильных линий по наличию у них аллелей автофертильности генов S и Z . Таким образом, обнаружение генов, тесно сцепленных с основными генами гаметофитной несовместимости, позволяет использовать анализ расщепления по этим генам в семьях F_2 от самоопыления растений F_1 гибридов между автостерильными формами и автофертильными линиями как метод установления генотипов линий по наличию у них аллелей S^f и Z^f .

4. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АВТОФЕРТИЛЬНЫХ ФОРМ ДЛЯ ОБЕСПЕЧЕНИЯ ВОЗМОЖНОСТИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО АНАЛИЗА ПО ПОТОМСТВУ

Наличие генетической системы несовместимости у многих видов перекрестноопыляющихся растений, в том числе и у ржи, весьма существенно затрудняет генетическое исследование и в первую очередь проведение генетического анализа в полном объеме. У видов со строгим перекрестным опылением исследования по индуцированному мутагенезу не проводились, поскольку нет методов выявления мутантов. Преодолеть трудности в проведении генетического анализа у перекрестноопыляющихся растений с генетически контролируемой самонесовместимостью можно при использовании автофертильных форм.

Как было показано в гл. VII, у ржи, как и у других перекрестноопыляющихся видов, могут быть выделены мутанты типа S^1 или Z^1 и на их основе можно получить выравненные автофертильные линии. Недостатком таких линий является присутствующая им инбредная депрессия. Однако гибриды между автостерильными формами и автофертильными линиями оказываются обычно автофертильными, так как по крайней мере половина их пыльцы несет неактивную аллель гена несовместимости (S^1 или Z^1) и потому может осуществляться оплодотворение при самоопылении. Такие гибридные растения обладают нормальной мощностью в развитии вегетативных признаков и колоса, а при генетическом анализе с привлечением таких растений возможно осуществление тех же этапов, что и при работе с самоопыляющимися видами. Самоопыление обеспечивается при изоляции колосов одного растения.

Далее будут рассмотрены возможности решения различных задач при генетическом исследовании ржи, обеспечиваемые при использовании автофертильных форм.

Получение гомозигот по доминантным аллелям. Выделение гомозигот по доминантным аллелям у видов с облигатным перекрестным опылением трудно осуществимо потому, что в большинстве случаев имеет место полное доминирование, т. е. доминантные гомозиготы и гетерозиготы по фенотипу неразличимы. Теория генетики популяций [Меттлер, Грегг, 1972] говорит о неэффективности негативного отбора рецессивных гомозигот для полного устранения рецессивных аллелей из популяции. Мы убедились в этом на опыте воспроизведения ряда образцов генетической коллекции озимой ржи, маркированных доминантными аллелями генов R (ГК-13, 29, 39, 43, 51, 79, 80, 112) и V (ГК-30, 35, 40, 43, 44, 78, 80, 111, 112). Несмотря на ежегодно проводимый в этих образцах до цветения негативный отбор растений с неокрашенными ушками листа (rr) и неопушенными цветковыми чешуями (vv), в течение 6--9 и даже 11 поколений такого воспроизведения образцов посредством

групповой изоляции рецессивные аллели элиминировать не удалось. Почти в каждом поколении выплывает большее или меньшее количество растений рецессивного фенотипа.

Еще труднее выделить гомозиготы по доминантным аллелям, эффект которых выявляется только после цветения. Примерами являются доминантные аллели гена фиолетовой окраски зерновки (V_s) и гена темно-бурой окраски спелого колоса (N).

Из всех образцов нашей генетической коллекции, маркированных доминантными аллелями, отличающими их от стандартного типа, лишь в образце ГК-74 удалось, по-видимому, добиться гомозиготизации по доминантным аллелям генов R_1 и R_2 . После 4 поколений размножения этого образца при негативном отборе растений с неокрашенными ушками листа в течение последующих шести поколений в этом образце не было обнаружено растений рецессивного фенотипа. Не было отмечено растений с неокрашенными ушками и у гибрида F_1 ГК-9 (r/r) \times ГК-74, что также свидетельствует в пользу предположения о гомозиготности образца ГК-74 по доминантным аллелям генов R_1 и R_2 .

Доминантными аллелями определяется ряд хозяйственно ценных признаков ржи: короткостебельность, способность к восстановлению фертильности при ЦМС, устойчивость к ряду грибных заболеваний [Кобылянский, 1969, 1972, 1973, 1977а, б]. Поэтому решение проблемы выделения гомозигот по доминантным аллелям таких генов — важный компонент современных программ по селекции ржи [Кобылянский, 1973; Кондратенко, Гончаренко, 1973].

В настоящее время довольно широко используется метод парных пересылений [Кобылянский, 1973, 1974а; Кондратенко, Гончаренко, 1973].

Весьма эффективным способом выделения гомозигот по доминантным аллелям является метод самоопыления и индивидуального анализа по потомству. Применение такого способа у ржи возможно только при использовании аллелей автофертильности. В нашей работе получены автофертильные формы, гомозиготные по доминантным аллелям генов фиолетовой окраски зерновки (V_s), темно-бурой (черной) окраски спелого колоса (N), красной окраски ушков листа (R_1 и R_2). В каждом случае исходным материалом служил гибрид между автофертильной линией и образцом, несущим доминантную аллель одного из этих генов.

Гомозиготная по генам R_1 и R_2 линия Ку-1а происходит от одного растения F_2 , в потомстве которого все 88 растений оказались с красными ушками листа. Последовавшие затем еще два поколения строгого инбридинга подтвердили вывод о гомозиготности данной формы, так что впоследствии эта линия I_4

размножалась путем внутрилинейного переопыления (групповая изоляция).

Гомозиготная по гену *N* линия БВВЧ-1а (гомозиготная также по рецессивным аллелям генов *vi* и *epr*) происходит от одного растения *I*₃, в потомстве от самоопыления которого все 12 растений оказались с темными (черными) колосьями. При дальнейших внутрилинейных переопылениях выравненность по признаку темной окраски колоса неизменно сохраняется в течение пяти поколений.

Две родственные линии — Ф-1а и Ф-1б, гомозиготные по доминантной аллели гена *Vs*, происходят каждая от одного растения (*I*₄ и *I*₅ соответственно), в потомстве которых все растения (29 и 16) оказались фиолетовозерными. При дальнейших внутрилинейных переопылениях эта выравненность сохраняется в течение пяти поколений, хотя интенсивность окраски разных зерновок заметно варьирует.

Гомозиготность указанных линий по доминантным аллелям неоднократно была проверена в скрещиваниях с формами, гомозиготными по рецессивным аллелям. Для гибридов *F*₁ было характерно единообразие — все растения обладали доминантным признаком, переданным от гомозиготной по доминантной аллели родительской формы.

Пыль, использование автофертильных форм открывает реальные возможности для выделения у ржи гомозигот по доминантным аллелям путем самоопыления и индивидуального отбора потомства.

Генетический анализ летальных факторов. Аллели, обуславливающие в гомозиготном состоянии нежизнеспособность несущих их растений, составляют значительную долю аллелофонда вида.

Очень часто такие летальные наследственные изменения выявляются в виде разнообразных хлорофильных аномалий — поцарап, или частичных альбиносов [Crupacker, 1967]. Гомозиготы по таким аллелям неспособны обычно к фотосинтезу и погибают в фазе 2–3 листьев. Эти аллели могут сохраняться лишь в гетерозиготном состоянии. Именно это обстоятельство существенно затрудняет генетический анализ летальных мутаций, поскольку в расщепляющихся по летальным образцам всегда присутствуют наряду с гетерозиготами гомозиготы по доминантной аллели, не несущие летали. При вовлечении таких образцов в скрещивания мы по существу имеем дело с комбинациями типа: $(AA + Aa) \times AA \rightarrow Aa + AA$.

Для дальнейшего генетического анализа необходимо среди растений *F*₁ выделить гетерозиготы *Aa* и получить потомство от отдельных растений *F*₁ или от переопыления между ними.

Такой генетический анализ мы провели для двух независимо выделенных хлорофильных аномалий. В обоих случаях выщепление полностью бесхлорофильных проростков было обнаружено

в 1966 г. в индивидуальных потомствах от отдельных растений двух разных автофертильных линий. Одна из этих линий — присланная нам Мюнтцингом в 1959 г. линия длительного (20-летнего) инбридирования, происходящая от сорта Сталь (наше обозначение линии — Ст191-1/60), другая получена нами от скрещивания между образцом генетической коллекции с красными ушками листа (происходящим от образца сорнополевой ржи) и автофертильной ветвистоколосой линией (происходящей от сорта Вятка) — линия Ку-2/63. В течение 1966–1973 гг. мы проанализировали в семи последовательных поколениях самоопыления 31 инбредное потомство от зеленых растений из расщепляющихся семей в линии Ст191-1/60 (18 из них оказались расщепляющимися, 13 — нерасщепляющимися) и 87 инбредных потомств из расщепляющихся семей в линии Ку-2/63 (72 расщепляющихся, 15 нерасщепляющихся). Во всех расщепляющихся инбредных потомствах обеих линий расщепление не отличалось от моногенного, за исключением трех потомств в линии Ку-2/63, характеризовавшихся достоверно меньшей, чем 1/4, долей альбиносов (61:6, 35:2 и 59:3). Суммарные результаты учета расщепления в обеих линиях (314:114 и

Таблица 39. Номера гибридных комбинаций при генетическом анализе наследования альбинизма, выщепляющегося в линиях Ку-2/63 и Ст191-1/60

	Линия Ку-2/63	Линия Ст191-1/60
Без антоциана	1	
Без антоциана, без воска, палета		4
Карлик без антоциана, без воска, палета с опуш. цвет. чеш.	2	5
Без антоциана, без опушения под колосом	3	6

2123:648) также хорошо соответствуют ожидаемому при моногенном наследовании ($\chi^2=0,61$; $P>0,30$ для линии Ст191-1/60, $\chi^2=3,85$; $P=0,05$ для линии Ку-2/63).

Для проведения дальнейшего генетического анализа альбинизма зеленые растения из расщепляющихся семей обеих линий были скрещены с несколькими образцами генетиче-

ской коллекции, несущими рецессивные и доминантные аллели ряда маркерных генов (табл. 39).

Результаты генетического анализа наследования альбинизма в этих гибридных комбинациях представлены в табл. 40. Как было отмечено выше, лишь часть растений F_1 получает при скрещивании аллель альбинизма. Автофертильность гибридов F_1 обусловила возможность самоопыления каждого растения и отбора тех потомств F_2 , в которых происходит расщепление. В табл. 40 указано количество таких расщепляющихся и нерасщепляющихся семей F_2 .

Таблица 40. Наследование альбинизма в комбинациях скрещиваний с линиями Ку-2/63 и Ст191-1/60

№ комбинации	Покло- нение	Год	Группа семей	Количество семей		Суммарное соотношение в расщепляю- щихся семьях	χ^2 (для 3 : 1)	Р
				расщеп- ляющихся	нерасщеп- ляющихся			
1	F ₂	1970	I	37	91	2464 : 592	51,63	< 0,01
			II	31		1843 : 547	5,69	> 0,01
			III	6		621 : 45	118,21	< 0,01
	F ₃	1971	I	370	143	18324 : 5816	10,60	< 0,01
			II	77	242	5008 : 1148	132,44	< 0,01
	F ₄	1972	I _I	31	15	1256 : 323	17,39	< 0,01
			I _{II}	6	23	264 : 47	16,21	< 0,01
			II _{II}	64	146	1915 : 145	354,42	< 0,01
	F ₅	1973	II _I	51	13	940 : 352	3,47	> 0,05
			II _I	27	9	753 : 211	4,97	> 0,025
			II _{II}	9	17	366 : 16	88,24	< 0,01
2	F ₂	1969		57	22	701 : 210	1,84	> 0,10
	F ₃	1970		72	35	2023 : 582	9,81	< 0,01
	F ₄	1971		55	21	3065 : 955	3,45	> 0,05
3	F ₂	1969	I	6	18	61 : 22	0,20	> 0,50
			II	5		41 : 20	1,33	> 0,25
			III	1		20 : 2	2,97	> 0,05
	F ₃	1970	I	14	3	617 : 209	0,03	> 0,75
			II	3	8	112 : 35	0,17	> 0,50
	F ₄	1971	I	86	38	4754 : 1394	17,73	< 0,01
			II	—	8			
4	F ₂	1970	I	24	22	1305 : 339	16,81	0,01
			II	21		997 : 330	0,01	> 0,90
			III	3		308 : 9	83,03	< 0,01
	F ₃	1971	I	157	77	7300 : 2412	0,14	> 0,50
			II _{II}	46	128	2870 : 543	150,40	< 0,01
	F ₄	1972	II _I	22	8	1161 : 426	2,88	> 0,05
			I	11	2	169 : 96	17,80	< 0,01
5	F ₂	1969		3	19	102 : 21	4,12	> 0,025
	F ₃	1970		18	5	670 : 158	15,45	< 0,01
	F ₄	1971		73	33	2189 : 669	3,87	0,05
6	F ₂	1969		13	25	193 : 50	2,53	> 0,10
	F ₃	1970		35	22	1608 : 492	2,76	> 0,05

Анализ суммарного расщепления по альбинизму в F_2 в пяти из шести изученных комбинаций (кроме 3) показывает, что характерным является недостаток растений в классе альбиносов по сравнению с теоретически ожидаемым, исходя из предположения о моногенности в наследовании этого признака. В ряде случаев (комбинации 1, 3, 4) оказывается возможным выделить среди расщепляющихся семей F_2 такие, в которых встречаются лишь единичные альбинотические проростки (менее 10% от общего числа растений в семье). Расщепление по альбинизму в каждой из этих семей, как правило, достоверно отличается от теоретически ожидаемого при моногенном наследовании. В табл. 40 эти семьи обозначены как группа II. Для комбинаций 1 и 4 особенно ясно видно, что суммарное расщепление в семьях группы II показывает резкое отклонение от моногенного. За вычетом семей группы II остальные семьи F_2 (группа I) показывают в сумме соотношения в расщеплении, гораздо меньше отклоняющиеся от моногенных, хотя в комбинации 1 и в этом случае остается характерным недостаток альбиносов.

Анализ семей F_3 , заложенных от растений расщепляющихся семей F_2 , показывает, что первоначальное разделение семей F_2 на две группы оправдывается и еще в одном отношении. Если предположить, что даже несмотря на характерный недостаток альбиносов (по сравнению с ожидаемым для 3:1) в расщепляющихся семьях F_2 группы I наследование альбинизма осуществляется моногенно, то 2/3 зеленых растений должны быть гетерозиготами (Aa), 1/3 — гомозиготами (AA).

Результаты исследований семей F_3 , происходящих от растений F_2 группы I (комбинации 1, 3, 4) показывают, что действительное соотношение количества расщепляющихся и нерасщепляющихся семей не отличается от ожидаемого 2:1. То же характерно и для семей F_3 в комбинациях 2, 5, 6.

Суммарные соотношения расщепления по альбинизму в расщепляющихся семьях F_3 группы I (комбинация 1) и в расщепляющихся семьях F_3 комбинаций 2, 5, 6 также характеризуются заметным недостатком альбиносов по сравнению с ожидаемым при моногенном наследовании.

Вместе с тем если предположить, что в этой группе семей F_2 и F_3 наблюдается не моногенное расщепление 3:1, а, скажем, дигенное 13:3, то при этом соотношение расщепляющихся и нерасщепляющихся семей должно быть 6:7 ($\sim 1:1$), что не наблюдается ни в одной комбинации. Таким образом, анализ расщепления по альбинизму в семьях F_2 и F_3 комбинаций 2, 5, 6 и в семьях F_2 и F_3 группы I в комбинациях 1, 3, 4 позволяет предполагать моногенный характер наследования этого признака, причем в большинстве случаев характерной особенностью расщепления является недостаток альбиносов по сравнению с теоретически ожидаемым. Среди семей F_4 , полученных от ра-

стений из расщепляющихся семей F_3 в комбинациях 2 и 5, соотношение расщепляющихся и нерасщепляющихся семей соответствует ожидаемому 2:1, а суммарное расщепление по альбинизму характеризуется некоторым недостатком альбиносов.

Обратимся теперь к анализу расщепляющихся семей некоторых комбинаций, которые мы выделили в группу II. Эти семьи F_2 резко отличаются от семей группы I по характеру расщепления по альбинизму — доля альбиносов исключительно низка (обычно менее 10%). Анализ линий F_3 , полученных от таких семей F_2 в комбинации 1, показал их четкое отличие от линий F_3 , полученных от семей F_2 группы I. Более 3/4 семей F_3 оказались нерасщепляющимися. Интересно отметить, что в расщепляющихся семей F_3 от семей F_2 группы II суммарное соотношение в расщеплении по альбинизму гораздо менее отклоняется от ожидаемого 3:1, чем в исходных семьях группы II, хотя недостаток альбиносов выражен более резко, чем в семьях F_3 группы I. То же самое характерно и для семей группы II в комбинациях 3 и 4 при анализе по F_3 .

Таким образом, анализ семей F_2 группы II по F_3 подтверждает справедливость выделения этой группы, отличие этих семей от семей группы I. Дальнейший анализ показал, что среди семей F_4 , происходящих от семей F_2 группы I, можно обнаружить сравнительно немногочисленные семьи, по характеру расщепления напоминающие те, которые мы относили к группе II комбинации 1: семья 750 — 77:1, семья 757 — 155:11). Ключово их можно обозначить как группу II₁. Анализ таких семей F_4 по F_4 показывает, что для них характерна и вторая особенность, присущая семьям группы II — измененное соотношение расщепляющихся и нерасщепляющихся растений (семья 750 — 2:15, семья 757 — 4:8). Расщепление по альбинизму в таких семьях F_4 характеризуется подчас весьма малой долей альбиносов (в F_4 от семьи 750 — 122:6, от семьи 757 — 142:41). Итак, в семьях группы I изредка бывают растения, дающие потомства, расщепляющиеся по типу семей группы II.

В то же время сравнительно немногочисленные расщепляющиеся растения в семьях группы II (их всего около 1/4) разбиваются на два класса. Одни дают расщепление вновь по типу семей группы II (группа II₁), другие — по типу семей группы I (группа II₂).

При генетическом анализе семьи F_2 1038 (группа I) по F_3 (табл. 41) среди 54 семей F_3 было 53 с расщеплениями 3:1 (суммарно 2551:841 — группа I₁) и одна семья с расщеплениями 155:11 (группа I₂). Эта семья F_3 и при анализе по F_4 показала типичное для семей группы II соотношение расщепляющихся и нерасщепляющихся растений (4:8).

Три других семьи F_2 (табл. 41) относятся к группе II. Семья F_2 1023 при последующем анализе дала соотношение расщепляющихся и нерасщепляющихся семей F_3 18:52. В этом

Таблица 41. Распределение по группам семей F_3 — потомств от растений из семей F_2 группы I и группы II (комбинация I)

Семья F ₂			Семья F ₃						
№ семьи и группа	Количество проростков		нерасщеп- ляющиеся	расщепляющиеся					
	зеле- ных	альбино- сов		количество семей по группам				количество проростков	
				I _I	I _{II}	II _I	II _{II}	зеле- ных	альбино- сов
1038 (I)	111	50	14	53	1	—	—	2551 155	841 11
1023 (II)	108	16	52	—	—	18	—	731	249
1051 (II)	127	5	37	—	—	4	12	1081 108	26 28
1070 (II)	126	2	69	—	—	6	3	306 173	96 3

случае все расщепляющиеся семьи F_3 оказались семьями группы II_I; в каждой из них расщепление не отличается от ожидаемого для 3:1, а суммарное соотношение 731:249. Анализ двух из этих 18 семей F_3 по F_4 подтверждает правомерность отнесения их к группе II_I.

Семья F_2 1070 дала в F_3 соотношение расщепляющихся и нерасщепляющихся семей 9:69. Из 9 расщепляющихся семей F_3 лишь три относились к группе II_{II} (суммарное расщепление по альбинизму 173:3), а в шести расщепление не показывало достоверных отличий от 3:1 (суммарное соотношение 306 зел.: 96 альб.) — это семьи группы II_I. Это разделение подтверждается результатами анализа следующего поколения. Одна из 6 семей F_3 группы II_I дала в F_4 14 расщепляющихся семей и три нерасщепляющиеся, и во всех расщепляющихся семьях соотношение зеленых проростков и альбиносов не отличается от ожидаемого для 3:1 (суммарное соотношение 250:80). Две семьи F_3 группы II_{II} дали в F_4 практически все нерасщепляющиеся семьи (41 из 42), а в одной расщепляющейся семье были 21 зеленых проростков и I альбинос.

Семья F_2 1051 дала при последующем анализе 37 нерасщепляющихся семей F_3 и 16 расщепляющихся, причем 3/4 из последних принадлежали группе II_{II} (суммарное расщепление 1081:26) и лишь 4 — к группе II_I (суммарное расщепление 108:28). Шесть из двенадцати семей F_3 группы II_{II} были проанализированы далее и в F_4 дали всего 63 расщепляющихся и 105 нерасщепляющихся семей с общим соотношением 1894 зел.: 144 альб.

Итак, семьи F_2 группы I (1038):

1) дают моногенное расщепление (при часто наблюдаемом недостатке альбиносов);

2) при анализе по F_3 дают вдвое больше расщепляющихся семей, чем нерасщепляющихся;

3) дают расщепляющиеся семьи F_3 , относящиеся, как правило, к группе I_1 , т. е. эти семьи F_3 характеризуются соотношением зеленых проростков и альбиносов, близкими к ожидаемому для 3:1, а при анализе по F_4 демонстрируют вдвое больше расщепляющихся семей, чем нерасщепляющихся;

4) могут дать среди расщепляющихся семей F_3 небольшую часть таких, в которых доля альбиносов меньше 10% и которые при анализе по F_4 характеризуются преобладанием нерасщепляющихся семей — эти семьи F_3 относим к группе I_{II} .

Семьи F_2 группы II (1023, 1070 и 1051):

1) характеризуются малой долей альбиносов (менее 10%);

2) дают в F_3 гораздо больше нерасщепляющихся семей, чем расщепляющихся;

3) дают среди расщепляющихся семей F_3 от 25 до 100% семей, относящихся к группе II_1 , т. е. эти семьи характеризуются соотношениями зеленых проростков и альбиносов, близкими к ожидаемому для 3:1, а при анализе по F_4 демонстрируют вдвое больше расщепляющихся семей, чем нерасщепляющихся;

4) дают обычно среди расщепляющихся семей F_3 часть таких, которые сохраняют характерное свойство семей группы II (группа II_{II}) — малую долю альбиносов (менее 10%) и преобладание среди семей F_4 нерасщепляющихся.

Выше приведенный анализ был осуществлен для семей комбинации 1. Таким же образом были выделены семьи F_3 , относящиеся к группам II_{II} и II_1 и в комбинации 4 (табл. 40). В комбинации 3 (табл. 40) количество проанализированного материала сравнительно мало, однако среди исследованных 86 расщепляющихся семей F_4 было обнаружено две семьи с соотношением зеленых проростков и альбиносов 56:1 и 155:13. По-видимому, это семьи типа I_{II} , но последующего анализа по F_5 не было проведено.

Следует специально отметить отсутствие семей группы II в комбинациях 2 и 5. По-видимому, это связано с особенностями генотипа материнской формы обеих этих гибридных комбинаций — образца карликовой ржи без антоциана, без воскового налета, с опушенными цветковыми чешуями.

Для объяснения характера наследования альбинизма в семьях группы II может быть предложена следующая предварительная гипотеза. Растения, дающие семьи, относящиеся к группе II, являются моногетерозиготными по гену альбинизма Aa . Вместе с тем, они несут факторы (I_1 и I_2), комплементарное спорофитное действие которых (до мейоза) приводит к тому, что пыльцевые зерна, получающие аллель a , не конкурируют с пыльцевыми зернами A (или погибают), так что оплодотворение осуществляется почти нацело за счет пыльцевых зе-

рен А. Редкие альбиносы в таких семьях появляются за счет редких случаев участия пыльцевых зерен *a* в оплодотворении. Предполагаемый состав потомства от самоопыления тригетерозиготы $I_1i_1I_2i_2Aa$ (нормальных, зеленых растений) показан на схеме 2.

♀	Участвующие в оплодотворении пыльцевые зерна			
	I_1I_2A	I_1i_2A	i_1I_2A	i_1i_2A
I_1I_2A				
I_1i_2A		16 32 семей АА		
i_1I_2A		(нерасщепляющихся)		
i_1i_2A				
I_1I_2a	9 32 семей Аа (группа II _{II})			
I_1i_2a				
i_1I_2a				
i_1i_2a		7 32 семей Аа (группа II _I)		

Схема 2. Наследование альбинизма в семьях группы II.

Для выяснения причин недостатка альбиносов в расщепляющихся семьях группы I были проведены:

- 1) сопоставление всхожести семян в расщепляющихся и в нерасщепляющихся семьях;
- 2) сопоставление завязываемости семян (автофертильности) у растений, от которых получали расщепляющиеся и нерасщепляющиеся семьи.

Результаты этих сопоставлений для комбинаций 1, 2, 3, 4, 6 приводят к заключению, что по обоим показателям разницы между расщепляющимися и нерасщепляющимися семьями практически нет во всех комбинациях. Эти результаты свидетельствуют против предположения о том, что недостаток альбиносов в расщепляющихся семьях может быть обусловлен гибелью альбиносов при эмбриональном развитии семян или их прорастании. Об этом же говорит и практическое отсутствие корреляции между автофертильностью исходных растений и всхожестью полученных от них семян, с одной стороны, и долей альбиносов среди проростков, с другой. Коэффициенты корреляции были рассчитаны для расщепляющихся семей.

Для проверки на аллелизм рецессивных факторов альби-

низма, выделенных из линий Ст191-1/60 и Ку-2/63, было проведено скрещивание между нормальными зелеными растениями из двух семей F_3 , принадлежащих группе 1. Колосья растений из семьи 873, происходящей от комбинации 4, были кастрированы и опылены пылью растений из семьи 774, происходящей от комбинации 1. Семена, завязавшиеся в 12 опыленных таким образом колосьях, высевали отдельно от каждого колоса. В 6 из 12 случаев выявилось расщепление по альбинизму: колос 1—19:5; колос 2—12:2; колос 5—10:1; колос 9—13:4; колос 11—18:7; колос 12—25:7. Всего 96:26.

Суммарное соотношение так же, как и каждое из шести слагаемых, не отличается от теоретически ожидаемого для 3:1 ($\chi^2=0,97$; $P>0,25$). Такое моногенное расщепление сразу же в F_1 возможно только при скрещивании двух растений, гетерозиготных по аллелям одного и того же гена. Дополнительный анализ расщепления в индивидуальных потомствах 15 зеленых растений F_1 показал, что в каждом случае нет отличий от ожидаемого для 3:1. Суммарное соотношение зеленых проростков и альбиносов в потомстве этих 15 расщепляющихся растений F_1 составило 1713:593, что также не отличается от ожидаемого для 3:1 ($\chi^2=0,63$; $P>0,25$). Все это свидетельствует об аллелизме рецессивных факторов альбинизма, выделенных из линий независимого происхождения.

Генетический анализ семей F_3 в комбинации 2 позволил исследовать вопрос о наличии или отсутствии сцепления между генами *st*, *epr*, *ct*, *V* и геном альбинизма *a*. Ожидаемое соотношение расщепляющихся и нерасщепляющихся семей F_3 , происходящих от растений F_2 с доминантным и рецессивным выражением признака в потомстве дигетерозиготы *Vivi Aa*, при отсутствии сцепления между *Vi* и *a* (табл. 42) оказывается следующим:

Таблица 42. Ожидаемые фенотипы альбиносов и генотипы зеленых растений в потомстве дигетерозиготы *Vivi Aa* при отсутствии сцепления между генами *vi* и *A*

Гаметы	Гаметы ♂			
	<i>Vi A</i>	<i>Vi a</i>	<i>vi A</i>	<i>vi a</i>
<i>Vi A</i>	<i>VVi AA</i>	<i>ViVi Aa</i>	<i>Vivi AA</i>	<i>Vivi Aa</i>
<i>Vi a</i>	<i>VVi Aa</i>	Роз. альб.	<i>Vivi Aa</i>	Роз. альб.
<i>vi A</i>	<i>Vivi AA</i>	<i>Vivi Aa</i>	<i>vivi AA</i>	<i>vivi Aa</i>
<i>vi a</i>	<i>Vivi Aa</i>	Роз. альб.	<i>vivi Aa</i>	Бел. альб.

3 *Vi-AA* — растения с доминантным признаком (наличие антоциана), не дающие в потомстве расщепления по альбинизму;

6 *Vi-Aa* — растения с доминантным признаком (наличие антоциана), дающие в потомстве расщепление по альбинизму;

1 *viviAA* — растения с рецессивным признаком (без антоциана), не дающие в потомстве расщепления по альбинизму;

2 *viviAa* — растения с рецессивным признаком (без антоциана), дающие в потомстве расщепление по альбинизму.

Таблица 43 Ожидаемые фенотипы альбиносов и генотипы зеленых растений в потомстве дигетерозиготы *Vi a/vi A* при полном сцеплении генов *vi* и *A*

Гаметы ♀	Гаметы ♂	
	<i>Vi a</i>	<i>vi A</i>
<i>Vi a</i>	Роз. альб. <i>Vivi Aa</i>	<i>Vivi Aa</i>
<i>vi A</i>		<i>Vivi Aa</i> <i>vivi AA</i>

В случае полного сцепления между генами *Vi* и *a* (табл. 43) дигетерозигота *Vi a/vi A* комбинации 2 должна давать следующее соотношение растений в F_2 :

1 *viviAA* — растения с рецессивным признаком (без антоциана), не даю-

щие в потомстве расщепления по альбинизму;

2 *ViviAa* — растения с доминантным признаком (с антоцианом), дающие в потомстве расщепление по альбинизму.

Соотношение расщепляющихся и нерасщепляющихся семей F_2 , полученных от растений F_2 с доминантными и рецессивными признаками, приведено в табл. 44. Анализ показывает, что эти

Таблица 44. Соотношение расщепляющихся и нерасщепляющихся по альбинизму семей F_2 в комбинации 2, полученных от растений F_2 с доминантным или рецессивным признаком

Алельные состояния признаков	Семей F ₂				χ^2 (для 6 : 3 : 2 : 1)	P
	от растений F ₂ с доминантным признаком		от растений F ₂ с рецессивным признаком			
	расщепляющиеся	нерасщепляющиеся	расщепляющиеся	нерасщепляющиеся		
С ант. — без ант.	69	24	12	11	3,47	> 0,25
С воск. — без воск.	52	29	20	6	1,43	> 0,50
Норм. — карлик	53	27	19	8	0,09	> 0,99
Опуш. ч. — неопуш. ч.	59	28	21	7	1,27	> 0,50

соотношения в случае всех четырех признаков не отличаются от теоретически ожидаемого для 6:3:2:1. Следовательно, ген *a* наследуется независимо от генов *vi*, *epr*, *ct*, *V*.

Рассмотренный пример генетического анализа летального наследственного изменения у ржи наглядно демонстрирует, какие возможности для генетического изучения подобных мутаций открывает использование автофертильных форм. Автофертильность определяет возможность выявления растений, гетерозиготных по летали, возможность соотношения расщепляющихся и нерасщепляющихся растений, возможность выявления растений, дающих разные соотношения расщепления в потом-

стве. Трудности осуществления генетического анализа у ржи обусловили почти полное отсутствие в литературе данных о генетическом анализе конкретных летальных мутаций у этого вида. Исключение составляют немногочисленные сообщения о генетическом исследовании хлорофильных аномалий [Dumon, 1954, 1961; Dumon, Laeremans, 1963; Müntzing, 1963, 1968; Суриков, 1971a]. Все они выполнены с использованием автофертильных линий.

Такие же трудности встают перед исследователями и при генетическом изучении у ржи мутаций женской и мужской стерильности. И надежное поддержание таких мутаций, как и летальных мутаций, в генетической коллекции, и четкий генетический анализ возможны лишь при использовании автофертильных форм.

ГЛАВА IX

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СЦЕПЛЕНИЯ (ПЕРВАЯ ГРУППА СЦЕПЛЕНИЯ У РЖИ)

Выявление групп сцепления и построения их генетических карт — одна из важнейших задач частной генетики вида. Знание генетических карт хромосом позволяет осуществлять в строгом смысле слова цитогенетические исследования с одновременным учетом поведения определенных хромосом в мейозе и распределения генов — маркеров этих хромосом — при той или иной системе скрещивания. Используя хромосомные перестройки и надежные цитологические маркеры хромосом (см. гл. III), можно вести работу по приблизительной цитологической локализации генов. Знание групп сцепления и их генетических карт может облегчить планирование и осуществление некоторых этапов селекционных программ, поскольку ряд генов могут служить удобными маркерными признаками, сцепленными с генами, контролирующими селекционно ценные признаки.

Данных об установлении сцепления генов ржи в литературе чрезвычайно мало. Уоткинс и Уайт [Watkins, White, 1964] сообщили о тесном сцеплении генов *A* и *B*, контролирующих окраску алейронового слоя эндосперма зерновки (рекомбинация $5,6 \pm 1,2\%$). Гены *A* и *R*, по их данным, также сцеплены, но рекомбинация между ними происходит часто ($45,0 \pm 2,1\%$). Порядок расположения этих генов *B—A—R*. Гарсия с соавторами [García e. a., 1982] выявили довольно тесное сцепление между пятью из шести установленных ими генов, контролирующих изоферменты катодных пероксидаз в эндосперме зерновки. Сибенга и Праккен [Sybenga, Prakken, 1962], исследовав совместное наследование генов *c* (ветвистый колос) и *d*₂ (карликовость), не выявили среди 420 растений F₂ двойных рецес-

Таблица 45. Результаты генетического анализа сцепления генов у ржи

Пары генов <i>A-B</i>	Сочетание аллелей у гибрида F_1	Число исслед. комбинаций	Количество растений F_2 с различными рекомбинациями				Величина рекомбина- ции, %	χ^2 для теоретически ожидаемого	
			<i>AB</i>	<i>Ab</i>	<i>aB</i>	<i>ab</i>		при незави- симом насле- довании	при сцеплении и указанной величине рекомбинации
<i>Hl - R</i>	Сцепление	1	37	1	2	11	$5,8 \pm 3,45$	35,20 **	9,01 *
	Отталкивание	4	940	426	484	34	$25,5 \pm 2,14$	123,29 **	2,89
<i>Hl - ct</i>	Сцепление	9	2598	563	677	398	$37,0 \pm 0,98$	193,64 **	32,01 **
	Отталкивание	5	622	297	133	100	$40,7 \pm 1,14$	40,39 **	16,43 **
<i>ct - R</i>	Сцепление	4	1973	791	713	182		40,18 **	4,92
	Отталкивание	11	2129	791	680	268	$46,1 \pm 1,00$	21,99 **	9,05 *
<i>ct - el</i>	Сцепление	4	776	229	261	76		3,54	6,57
	Отталкивание	4	179	87	73	67	$31,7 \pm 1,40$	54,72 **	4,02
<i>m - el</i>	Сцепление	7	1536	738	555	62		86,72 **	1,54
	Отталкивание	4	338	54	52	55	$24,0 \pm 2,25$	65,07 **	4,89
<i>vi - Vs</i>	Сцепление	5	534	189	172	78	$42,2 \pm 2,24$	17,82 **	8,56
	Отталкивание	1	49	16	6	15	$25,0 \pm 5,54$	23,61 **	7,24
<i>el - Vs</i>	Сцепление	43	8418	2905	2178	1045	$45,5 \pm 0,56$	59,22 **	9,24 *
	Отталкивание	8	1085	344	362	98		1,82	4,80
<i>ct - vi</i>	Сцепление	6	979	321	240	115	$45,5 \pm 1,77$	17,48 **	12,67 **
	Отталкивание	4	365	119	114	46		1,25	7,16

Примечание. Отличие от теоретически ожидаемого достоверно при $P = 0,95$ (*) или $P = 0,99$ (**).

сивных форм. Это не позволило дать однозначную оценку сцепления данных генов — рекомбинация либо могла быть оценена величиной 23,7% (при непроявлении карликовости ветвистоколосых форм), либо не происходила вовсе. И. М. Суриков и Н. П. Романова [1978] установили сцепление гена *ae* и гена *Hs*, контролирующего опущение влагалищ листа; по результатам расщепления в F_2 частота рекомбинации между этими генами оценивается величиной $32,3 \pm 2,44\%$. И. М. Суриков [1971б] обнаружил тесное сцепление между установленным им геном *wlb* (белое основание листьев) и основным геном антоциановой окраски *A* (*Vi* по нашей системе обозначения; рекомбинация $5,1 \pm 5,7\%$). Недавно И. М. Суриков показал, что фактор отсутствия антоциановой окраски, выделенный им в инбредном потомстве ярового сорта Петкус, обнаружил сцепление с геном, контролирующим автофертильность у исследованной линии [Суриков, 1979]. Автор считает данную безантоциановую форму генетически идентичной выявленным ранее и обозначает мутантную аллель символом *a* (соответствующим *ai* в нашем обозначении). Таким образом, И. М. Суриковым показано сцепление гена *a* с геном *wlb* и одним из основных генов несовместимости. Эту группу из трех генов И. М. Суриков называет второй группой сцепления, имея в виду, что входящие в нее гены (например, ген *a*) не сцеплены с генами, которые составляют установленную нами первую группу сцепления [Федоров и др., 1970а и б, 1971б, 1975; Смирнов, Соснихина, 1977, 1981б; Смирнов и др., 1978].

Результаты наших исследований, на основе которых мы установили группу генов, составляющих первую группу сцепления ржи, приведены в табл. 45. В ней указаны расщепления в F_2 , изученные нами в нескольких комбинациях скрещиваний при разных сочетаниях аллелей анализируемых пар генов в хромосомах дигетерозиготы — в фазе сцепления *AB/ab* или в фазе отталкивания *Ab/aB*. Высоко достоверные отклонения от теоретически ожидаемого расщепления дигетерозиготы при независимом наследовании свидетельствуют о сцепленном наследовании приведенных в таблице пар генов. Расчет величины рекомбинации по этим результатам проводили по методу произведений (*product method*) [Fisher, Balmukand, 1928], используя рассчитанные Иммером [Immer, 1930] таблицы. Для каждой пары анализируемых генов по результатам всех исследований комбинаций скрещиваний рассчитывали взвешенное среднее значение рекомбинации по способу, описанному Иммером и Хендерсоном [Immer, Henderson, 1943]. Затем на основе установленной величины рекомбинации рассчитывали новое теоретически ожидаемое для расщепления в F_2 и с ним сопоставляли полученное расщепление.

Приведенные в табл. 45 результаты позволяют построить генетическую карту первой группы сцепления ржи (рис. 26)

Сложение расстояний между соседними генами дает оценку общей длины генетической карты — более 200 единиц рекомбинаций (морганид). Кроме указанных в табл. 45 восьми генов на карте помещен также один из основных генов несовместимости, мы условно считаем, что это ген *S*. В одном из разделов

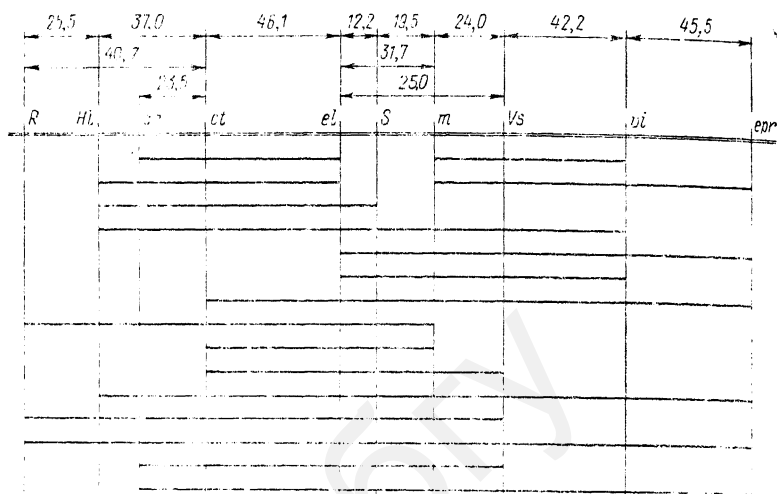


Рис. 20. Генетическая карта первой группы сцепления ржи.

главы VIII мы подробно рассмотрели результаты, убедительно показывающие наличие тесного сцепления между генами *S* и *el* (величина рекомбинации оценивается средним взвешенным значением 12,2%) и несколько менее тесное сцепление между генами *S* и *m* (величина рекомбинации 19,45%). По этим результатам и по данным о рекомбинации между генами *el* и *m* — 31,5% [Смирнов, Соснихина, 1981б] ген *S* локализуется между ними. В табл. 46 приведены результаты учета расщеплений среди яровых растений F_2 в потомствах от скрещиваний между яровыми и озимыми формами. При полном сцеплении какого-либо гена с фактором озимости *ae* в потомстве дигетерозиготы *AeC/aeс* ожидается, что все яровые растений F_2 будут с доминантным признаком, определяемым геном *C*, а все озимые — с рецессивным. При неполном сцеплении этих генов среди яровых растений должно быть менее одной четвертой растений *сс*, а среди озимых — значительно более 1/4. Именно такие результаты мы получили, изучая совместное наследование генов *ct* и *ae*. Карликов среди яровых растений F_2 значительно меньше 1/4 ($\chi^2=101,64$; $P<0,01$). Среди 361 озимого растения F_2 в таком рода гибридах мы выявили 138 карликов, т. е. значительно

Таблица 46. Расщепление по некоторым генам в яровой части потомства F_2 у гибридов между яровыми и озимыми формами

Гены	Сочетание аллелей маркерного гена с аллелями гена яровости-озимости у гибрида F_1	Число изученных комбинаций	Количество растений F_2		χ^2 для теоретически ожидаемого при соотношении 3:1
			с доминантным признаком	с рецессивным признаком	
<i>m</i>	Сцепление	6	457	152	0,0004
<i>vi</i>	Сцепление	7	555	170	0,93
	Отталкивание	5	1035	423	12,52 **
<i>el</i>	Отталкивание	9	1006	333	0,01
<i>cl</i>	Сцепление	7	1336	216	101,64 **
<i>III</i>	Отталкивание	1	59	29	2,97
	Сцепление	5	440	156	0,45
<i>es</i>	Отталкивание	6	602	171	3,42
	Сцепление	1	810	249	1,25

Примечание. Отличие от теоретически ожидаемого достоверно при $P < 0,05$ **.

больше 1/4. Дигетерозиготы *Aacc/aecC* при полном сцеплении должны давать среди озимых растений F_2 всех с доминантным признаком, контролируемым геном *C*, а среди яровых — $2C:1cc$. При неполном сцеплении ожидается значительно менее 1/4 растений *cc* среди озимой части F_2 и более 1/4 таких растений — среди яровой части F_2 .

Результаты (табл. 46) показывают, что ближайшие к гену *cl* по карте гены *el*, с одной стороны, и *III* и *R*, — с другой, не выявляют отклонений от соотношения 3:1 в яровой части F_2 исследованных гибридов. При этом информация по гену *el* получена в тех же самых F_2 , что и по гену *cl*. Это заставляет поместить на карте гены *ae* и *el* по разные стороны от гена *cl*. Необходимо дальнейшее изучение совместного наследования по генам *ae*, *III* и *R* на большем материале. Можно ожидать, что в гибридах между озимыми и яровыми формами по этим генам будут получены ожидаемые отклонения в расщеплении от соотношения 3:1. Более 1/4 растений рецессивного типа — без антоциана получено среди яровых растений F_2 в пяти комбинациях скрещиваний, что формально соответствует ожидаемому при сцеплении генов *ae* и *vi*, удивляет, однако, то, что сцепление обнаруживается для весьма удаленных друг от друга генов, тогда как оно не выявляется для генов *el* и *ae*, расположенных намного ближе друг к другу.

Гены *mn*, *es*₁ и *es*₂, не входящие в первую группу сцепления, не обнаруживают в яровой части F_2 отклонений от ожидаемых

соотношений в расщеплении (табл. 46), так же, как и ген *epc*, очень удаленный от гена *Ae* в хромосоме.

Большой размер генетической карты первой группы сцепления обуславливает практическую невозможность обнаружить сцепление между генами, далеко отстоящими друг от друга по карте. В табл. 47 приведены результаты изучения совместного

Таблица 47. Учет совместного наследования пар генов из первой группы сцепления, отстоящих друг от друга по генетической карте более чем на 50 единиц

Пара генов <i>A-B</i>	Сочетания аллелей у гибрида F_1	Число исследо- ванных комби- наций	Количество растений F_2 с фенотипическими радика- лами				χ^2 для теоре- тически ожи- даемого при независимом наследовании
			<i>AB</i>	<i>Ab</i>	<i>aB</i>	<i>ab</i>	
<i>III - vi</i>	Сцепление	1	221	96	73	28	5,31
<i>III - el</i>	Сцепление	2	485	155	151	43	2,15
	Отталкивание	1	200	50	74	21	4,89
<i>epc - el</i>	Сцепление	15	2305	761	760	241	0,55
	Отталкивание	14	3149	1072	1085	301	8,46 *
<i>el - el</i>	Сцепление	1	146	47	51	13	0,81
	Отталкивание	6	791	270	266	166	3,52
<i>m - epr</i>	Сцепление	13	1991	638	638	235	2,47
	Отталкивание	14	2563	872	845	262	2,59
<i>ep - R</i>	Сцепление	1	799	265	283	99	1,73
	Отталкивание	8	2706	956	975	334	7,24
<i>r - epr</i>	Сцепление	13	343	1293	1297	407	2,10
	Отталкивание	14	2144	681	648	210	5,41
<i>vi - m</i>	Сцепление	6	657	192	221	58	5,25
	Отталкивание	16	2097	668	706	214	2,52
<i>m - R</i>	Отталкивание	5	1028	383	380	122	4,10
<i>el - m</i>	Отталкивание	6	716	224	197	81	6,19
<i>el - Vs</i>	Сцепление	1	69	21	12	10	5,91
<i>III - epr</i>	Сцепление	7	2298	724	750	249	1,81
	Отталкивание	1	174	76	65	30	7,30
<i>epc - Vs</i>	Сцепление	5	748	243	193	71	11,06 *
<i>el - R</i>	Сцепление	2	600	207	222		6,65 *
<i>R - Vs</i>	Отталкивание	1	121	29	27	9	5,92

Примечание. Отличие от теоретически ожидаемого достоверно при $P=0,95$ (*).

наследования таких попарных сочетаний генов из первой группы сцепления. Расщепления не отличаются от теоретически ожидаемого при независимом наследовании. Именно на основании таких данных мы и делали ранее вывод о независимом наследовании генов *ct*, *m* и *vi* [Федоров и др., 1970a], *R*, *vi*, *m*

Федоров, Смирнов, 1967], *m* и *vi* [Федоров, 1964; Федоров и др., 1971б], *el* и *vi* [Федоров и др., 1970б, 1971б], *epg* и *vi* [Федоров, 1964; Федоров и др., 1971б]. Так же обстояло дело с оценкой сцепления между генами несовместимости и другими генами ржи с использованием описанной в гл. VIII методики скрещивания с автофертильными линиями. Ближайшие к гену *S* маркеры *el* и *m* демонстрируют четкие ожидаемые отклонения в расщеплении в инбредных семьях F_2 . Для остальных генов этой группы сцепления таких отклонений в расщеплении не обнаружено (табл. 48). Отмеченные в таблице комбинации с отклонениями в расщеплении не выявляют ожидаемого сцепления с геном *S* характера отклонений.

Эти отклонения мы в настоящее время интерпретировать затрудняемся. Необходимо воспроизведение комбинаций с отклонениями в расщеплении и их специальный анализ. Следует отметить, что в скрещиваниях с автофертильными линиями мы могли бы выявить сцепление и с другим локусом несовместимости (*Z*), наследующимся независимо от *S*. Однако таких фактов мы не обнаружили. Результаты, полученные в скрещиваниях с использованием автофертильных линий, по генам *R* и гену *V* требуют особого анализа, поскольку в настоящее время мы не можем объяснить отклонения от ожидаемых соотношений в семьях F_2 в целом ряде комбинаций.

Н. М. Суриков и Н. П. Романова [1980], изучая наследование озимости-яровости, не выявили сцепления гена *Le* ни с локусом безлигильности (*el* по нашему обозначению) и тесно сцепленным с ним геном несовместимости *S*, ни со вторым геном несовместимости *Z*. Н. П. Романова [1982] показала отсутствие сцепления гена ломкости соломы с геном несовместимости *S* (сцепленным с геном *el*), но выявила тесное сцепление этого гена со вторым геном несовместимости *Z*.

Итак, по нашим данным, первая группа сцепления у ржи содержит 10 генов. Хорошее подтверждение наших выводов было получено совершенно иным методом. О. О. Кедров-Зихман и Е. С. Шилко [1979], проведя скрещивание генетически маркированных форм с трисомиком по спутничной хромосоме, показали, что гены *vi*, *ct* и *el* локализованы в этой хромосоме. Правда, результаты трисомного анализа, проведенного немецкими исследователями [Sturm, Engel, 1980; Sturm e. a., 1981, 1982] показали, что ген короткостебельности *H1* и ген карликовости *ct* локализованы в одной хромосоме (*7R*), тогда как основной ген антоциановой окраски — в другой (*3R*). Однако учитывая данные З. Б. Гуляевой [1980] и приведенные в гл. V наши данные о выявлении двух комплементарных несцепленных основных генов антоциановой окраски (*vi*₁ и *vi*₂ в нашем обозначении), можно предполагать, что результаты немецких исследователей относятся к локализации гена *vi*₂, а не к *vi*₁, которые по нашим данным и по результатам О. О. Кедрова-Зихмана

Таблица 48. Наследование ряда признаков ржи при гибридизации с автофертильными формами (F_2 получено путем самооплодотворения отдельных растений F_1)

Признаки	Описание соотношения расщепления в F_2	Число растений в комбинации	Количество растений по расщеплениям	Символы генот.	Комбинации с измененным соотношением в расщеплении	
					количество комбинаций	общее число растений F_2
Отсутствие антоциана	3 с ант. : 1 без ант.	2 (учет по взходу) 27 (учет по растениям)	177 фиолетовых : 325 зелен.	<i>vi</i>	6 (учет по растениям)	2044
Отсутствие воск. налета на растении	3 с воск. : 1 без воск.	41	753 с воск. : 2519 без воск.	<i>epi</i>	1	41
Карликовость	3 норм. : 1 карл.	13	2811 норм. : 834 карл.	<i>ct</i>	1	1084
Короткостебельность	3 коротк. : 1 высок.	4	1149 коротк. : 355 высок.	<i>lll</i>		
Низкостебельн. многолистн. тип	3 норм. : 1 многолистн.	6	1249 норм. : 415 многолистн.	<i>mn</i>		
Опушение цветковых чешуй	3 опуш. : 1 безопуш.	11	2233 опуш. : 761 безопуш.	<i>V</i>	10	3485
Красная окраска ушков листа	3 красн. : 1 бел.	3	451 красн. : 152 бел.	<i>R</i>	5	2292
	9 красн. : 7 бел.	1	19 красн. : 16 бел.	<i>R_1, R_2</i>		
Озимость	3 яровых : 1 озим.	2	158 яров. : 60 озим.	<i>ae</i>		
Темный колос	3 темн. : 1 светл.	2	229 темн. : 61 светл.	<i>N</i>	1	129
Фиолетовая окраска зерновок	3 фиолет. : 1 не фиол.	9	1692 фиолет. : 616 не фиолет.	<i>vs</i>	4	464

С. Шилко [1979], локализован в одной хромосоме с генами *el* и *Нl*. Недавно Т. С. Шилко и О. О. Кедров-Зихман [1982] получили результаты, свидетельствующие о локализации гена *fv* (*flavovirens*) в хромосоме псевдонормального три-микма.

Полученные нами данные (табл. 49) не выявляют сцепления между генами *V*, *N*, *tn*, а также между ними и генами из первой группы сцепления. История установления групп сцепления разных объектов (горох, кукуруза) дает примеры того, как течение некоторого времени исследователи выявляли больше групп сцепления, чем гаплоидное число хромосом [Хангильдин, 1975]. Новицкий и Бликст [Novitsky, Blixt, 1978] показали, что пара признаков гороха, для которой еще Мендель установил независимое наследование: желтые или зеленые семена и окрашенные или белые цветки — определяются генами одной хромосомы — хромосомы I (соответственно гены *I* и *A*, расстояние между которыми по генетической карте хромосомы — 203 единицы). Для наследования таких удаленных друг от друга генов одной хромосомы по существу не свойственно явление сцепления. Новицкий и Бликст предлагают ввести новый термин — синтения — для обозначения принадлежности генов к одной группе сцепления, локализации их в одной хромосоме. По нашему взгляду, введение такого термина действительно назрело. Наиболее адекватный метод для установления синтении — метод анеуплоидного (моносомного, трисомного) анализа. Обсуждая полученные нами данные вместе с результатами, полученными другими авторами, можно предположить принадлежность к выявленной нами первой группе сцепления еще нескольких генов. Если ген озимости, выявляемый в наших исследованиях и в работе И. М. Сурикова и Н. П. Романовой [1978], то один и тот же ген, то к первой группе сцепления должен принадлежать и установленный этими авторами ген *Нs*. Если установленный Сибенгой и Праккенсом [Sybenga, Prakken, 1962] ген *s* соответствует гену *m* в нашем обозначении, то к первой группе сцепления должен принадлежать и выявленный нами ген карликовости *d₂*. Если проверка покажет, что ген, вызывающий отсутствие антоциана в выделенной И. М. Суриковым [1979] линии I — это действительно ген *a* (*vi₁* в нашем обозначении), то сцепленный с ним ген *wlb* не составляет отдельной группы сцепления, а принадлежит все к той же группе сцепления. Требуется объяснить при этом довольно тесное сцепление гена *a* (*vi₁*) с геном несовместимости. Во-первых, в данной группе сцепления локализуется ген несовместимости *S*. Во-вторых, не исключено и предположение о том, что второй ген несовместимости (*Z*) локализуется в этой же группе сцепления, но справа от *vi₁*. Тогда с геном *S* он будет демонстрировать практически всегда независимое наследование, которое предполагается при объяснении генетического механизма несов-

Таблица 49. Совместное наследование генов, не показывающих сцепления друг с другом

Пары генов <i>A-B</i>	Сочетание аллелей у гибрида F_1	Число исследо- ванных комби- наций	Количество растений F_2 с фенотипическими радика- лами				χ^2 для теоре- тически ожи- даемого при независимом наследовании
			<i>AB</i>	<i>Ab</i>	<i>aB</i>	<i>ab</i>	
<i>epc - V</i>	Сцепление	2	185	36	49	15	2,10
	Отталкивание	21	4949	1638	1591	544	1,59
<i>el - V</i>	Сцепление	6	1531	516	500	167	0,31
	Отталкивание	6	863	299	294	106	1,13
<i>vi - mn</i>	Отталкивание	3	1141	338	398	148	9,08 *
<i>mn - epr</i>	Отталкивание	4	1901	616	596	190	3,20
<i>mn - el</i>	Сцепление	2	764	236	243	94	2,58
	Отталкивание	1	866	272	298	110	3,21
<i>el - mn</i>	Отталкивание	2	1301	459	386	133	7,35
<i>III - mn</i>	Сцепление	1	214	83	92	29	4,84
<i>mn - m</i>	Отталкивание	2	555	181	200	62	1,16
<i>mn - V</i>	Сцепление	4	1090	366	341	138	3,76
<i>mn - R</i>	Сцепление	1	302	98	94	39	1,36
<i>mn - N</i>	Сцепление	1	139	26	36	15	6,11
<i>mn - Vs</i>	Сцепление	2	313	113	92	42	3,43
<i>R - V</i>	Сцепление	2	315	120	113	33	2,01
<i>el - V</i>	Сцепление	5	1044	306	275	91	16,44 **
	Отталкивание	2	627	109	204	68	0,12
<i>vi - V</i>	Сцепление	2	166	60	47	16	1,96
	Отталкивание	14	2622	838	915	308	4,24
<i>m - V</i>	Сцепление	2	166	60	47	16	1,90
	Отталкивание	1	358	141	128	47	4,29
<i>m - N</i>	Сцепление	1	107	35	30	22	9,32 *
<i>epc - N</i>	Сцепление	2	144	65	39	14	7,66
<i>vi - N</i>	Сцепление	2	187	86	66	26	6,69
<i>el - N</i>	Сцепление	2	120	51	42	14	2,13
<i>V - Vs</i>	Отталкивание	2	215	68	69	29	1,38
<i>III - V</i>	Сцепление	1	27	11	10	3	0,32
	Отталкивание	2	594	213	187	61	2,12
<i>rp - epr</i>	Отталкивание	1	443	148	149	61	2,53

Примечание. Отличие от теоретически ожидаемого достоверно при $P=0,95$ (*) или $P=0,99$ (**).

местимости и выявляется в опытах А. Лундквиста [Lundqvist, 1954, 1956, 1958, 19626]. Итак, с учетом литературных данных, в первой группе сцепления ржи кроме выявленных нами 10 генов, по-видимому, локализуются еще три или четыре гена.

Представляет интерес рассмотрение вопроса о том, почему все выявляемые случаи сцепленного наследования относятся к одной и той же группе сцепления. Мы считаем возможным рассмотреть этот вопрос на следующем примере. Предположим рекомбинационную равновеликость всех семи хромосом гаплоидного набора ржи и равномерное распределение генов по хромосомам. Тогда каждая хромосома содержит $1/7$ всех генов. Если представить длину генетической карты каждой хромосомы, равной 120 единицам рекомбинации (морганидам), то в каждой хромосоме можно выделить три участка по 40 единиц, в пределах каждого из которых сцепление между генами может быть установлено достаточно надежно. В то же время между генами разных участков по 40 единиц из одной хромосомы обнаруживается независимое наследование. Таких участков в геноме ржи, следовательно, должно быть 21. Вероятность принадлежности гена к одному из таких участков $1/21$, а вероятность выявить в скрещивании два гена, принадлежащих к одному и тому же участку $1/21 \times 1/21 = 1/441$, но поскольку это может иметь место по каждому из 21 участка, то общая вероятность обнаружить пару сцепленных генов в каком-либо участке длиной в 40 единиц $1/441 \times 21 = 1/21 \approx 5\%$ от количества попарно сцепленных сочетаний генов в дигибридах.

После того как в какой-либо хромосоме удастся маркировать два из таких трех участков по 40 единиц, вероятность обнаружения следующего гена в этих же двух участках $1/21 \times 2$. Поскольку проводятся не случайные скрещивания, а скрещивания с генами-маркерами этих двух участков. Таким образом, вероятность обнаружения нового гена в уже маркированной области вдвое выше ($1/21 \times 2 = 10\%$), чем вероятность установления сцепления в каком-либо другом участке — $1/21 \times 1/21 \times (21 - 2) = 19/441 \approx 4,3\%$. Если для какой-либо хромосомы установлены маркеры во всех трех участках по 40 единиц, то вероятность выявления нового гена, принадлежащего к данной группе сцепления, становится $1/7 = 14,3\%$, поскольку тестирование ведется с определенными маркерами. Если остальной набор генов испытан в скрещиваниях с тестерами первой установленной группы сцепления, то выявление нового сцепления между ними будет иметь вероятность $1/(21 - 3) \times 1/(21 - 3) \times (21 - 3)$, равную $1/18 \approx 5,5\%$. По той же логике при наличии маркеров по всей длине двух групп сцепления вероятность установления сцепления между двумя из остальных генов равна $1/15 \approx 6,7\%$, при наличии маркеров для трех групп сцепления вероятность установления сцепления между двумя из остальных генов $1/12 \approx$

$\approx 8,3\%$, при наличии маркеров для четырех групп сцепления вероятность обнаружения двух сцепленных генов из новой группы сцепления будет $1/9 = 11,1\%$, при наличии маркеров для пяти групп сцепления пара генов из новой группы сцепления может быть выявлена с вероятностью $1/6 = 16,7\%$. Если известно 6 групп сцепления, то среди генов, которые не выявили сцепления с тестерными генами ни одной из этих 6 известных групп сцепления, пара сцепленных генов может быть выявлена в $1/3 = 33,3\%$ всех попарных скрещиваний. При этом после установления каждой группы сцепления вероятность обнаружения в ней новых генов равна $14,3\%$, так как мы приняли равномерное распределение генов по хромосомам.

Рассмотрение этого примера показывает, что мы в настоящее время в деле обнаружения групп сцепления находимся на самых первых этапах. При этом вероятность выявления новых генов в уже установленной группе сцепления, очевидно, по крайней мере в три раза выше ($14-15\%$), чем вероятность выявления двух сцепленных генов, не принадлежащих к данной группе сцепления (около 5%).

Знание структуры групп сцепления представляется весьма важным для сравнительно-генетических сопоставлений. Одинаковый характер сцепления генов, мутации по которым у разных видов вызывают сходные изменения фенотипа, повышает вероятность того, что эти гены у разных видов гомологичны. До сих пор, однако, генетика видов растений, принадлежащих к родственным родам, исследована недостаточно для того, чтобы можно было проводить такое сравнительное изучение групп сцепления. Вместе с тем наши данные о строении первой группы сцепления ржи, где локализуются гены красной окраски ушковых листа (*R*), карликовости (*cl*), безлигульности (*el*), показывают ее сходство с одной из групп сцепления риса [Nagao, Takahashi, 1963] и хромосомой 2 ячменя [Robertson et al., 1965]. Правда, у кукурузы гены карликовости и безлигульности имеются в двух группах сцепления — в хромосомах 2 и 3. Чем большее наследственное разнообразие будет подвергнуто генетическому анализу, чем более подробные генетические карты хромосом будут построены, тем более богатый материал можно будет проанализировать в плане сравнительной генетики.

ГЛАВА X

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АВТОФЕРТИЛЬНЫХ ФОРМ ПРИ СЕЛЕКЦИИ СИНТЕТИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ

Сорта ржи представляют собой типичные популяции, состав которых контролируется в процессе селекции и семеноводства

искусственным отбором наряду с действием факторов естественного отбора. Действие искусственного отбора направлено на выравнивание растений сорта по ряду морфологических и физиологических признаков, характеризующих важнейшие свойства сорта — его потенциальную продуктивность, устойчивость к действию неблагоприятных факторов, к повреждению болезнями и вредителями. Но в силу гетерозиготности растений, составляющих сортовые популяции, в них неизбежно выявляется полиморфизм по самым различным признакам и свойствам, который особенно наглядно выступает в опытах по клонированию растений из сортовых популяций [Попов, Васко, 1979]. Гетерозиготность растений в популяциях ржи, в том числе и сортовых, с неизбежностью следует из того, что само нормальное семенное воспроизведение популяций возможно лишь при наличии в популяции гетерогенности по аллелям генов несовместимости. Таким образом, генетическая детерминация несовместимости определяет физиологический полиморфизм по несовместимости в популяциях ржи и гетерозиготность составляющих их растений.

Именно поэтому сорта ржи создаются как сорта-популяции. Селекция ржи в связи с биологией ее размножения традиционно была основана на методах массового отбора или индивидуально-семейственного отбора [Иванов, 1961; Тиунов и др., 1972; Пахомова, Худоерко, 1977]. Исходный материал при этом может создаваться разными методами, но далее этот материал претерпевает многократно процесс отбора, проводимый по одному из указанных методов. Индивидуально-семейственный отбор не используется в виде метода половинок (резервов).

Вместе с тем несовершенство метода индивидуально-семейственного отбора у перекрестноопыляющихся растений по сравнению с индивидуальным отбором у самоопыляющихся культур заключается в том, что он контролирует генотипическую изменчивость лишь тех растений, которые отбираются и которые являются материнскими родителями образовавшихся на них зерновок. Отцовский компонент, участвовавший при образовании этих зерновок, не оценивается. Применение клонирования, использование метода вегетативных половинок [Попов, Васко, 1979] помогают дать более надежную оценку признаков и свойств самих отбираемых растений, но не помогают в оценке этих растений по их потомству.

Оценку отбираемых растений по их индивидуальному потомству может обеспечить только использование метода инбридинга. Врике [Wricke, 1976], сопоставив методом дисперсионного анализа изменчивость потомств отдельных растений от свободного опыления и потомств от самоопыления, показал значительно большую изменчивость среди последних. Он предполагает, что оценка отбираемых растений на основе сравни-

тельного испытания их инбредных потомств может повышать эффективность селекции вдвое [Врикке, 1978].

Мы предложили использовать для оценки методом инбридинга отбираемых в ходе селекционного процесса растений ржи аллели автофертильности S^I и Z^I [Федоров и др., 1975]. Для этого данные аллели должны быть введены в селективируемый материал на первых этапах селекционной работы — при создании исходного материала. Донорами аллелей автофертильности может быть любой материал (линии, межлинейные гибриды, даже некоторые сорта, например канадский сорт Даколд), содержащий аллели S^I и/или Z^I . Эти автофертильные формы скрещиваются с исходным материалом, обладающим селекционно ценными признаками. В дальнейших поколениях размножения значительная часть растений (не менее 3/4) будет содержать аллели автофертильности и может быть проанализирована по своим индивидуальным потомствам от однократного самоопыления. Принципиальная схема селекции ржи с использованием однократного инбридинга приведена на рис. 27.

Оцениваемые по своим индивидуальным потомствам отобранные растения (оценка половинок инбредных потомств — этапы 4 и 9 на рис. 27) служат затем основой для создания из оставшихся половинок этих потомств улучшенного по оцениваемым признакам варианта популяции (этапы 5 и 10 на рис. 27), который может иметь самостоятельное значение для создания нового сорта или может быть использован для каких-либо дополнительных скрещиваний. Однажды введенные в селективируемый материал аллели автофертильности остаются в нем и создают основу для строгой индивидуальной оценки по потомству большей части растений на любом этапе селекции.

С предложением использовать в селекционном процессе автофертильные формы выступили и немецкие исследователи [Kuckuck, 1975; Kuckuck, Peters, 1979]. В качестве донора автофертильности они предлагают использовать дикорастущий автофертильный вид *S. cavilogii* из Ирана (*S. iranicum*, по Кобылянский, 1975; см. гл. II). Далее предлагается самоопылять гибридные растения, которым передаются аллели автофертильности от дикорастущей ржи, вести отбор в инбредных потомствах и дальнейшее самоопыление для получения инбредных линий с желаемыми свойствами. Инбредные линии предлагается использовать для скрещиваний и получения гетерозисных гибридов.

Предлагаемый нами метод отличается от способа немецких исследователей, во-первых, тем, что предлагается использовать в качестве донора автофертильности самосовместимые формы, выделенные из культурной ржи и не несущие большого комплекса нежелательных для селекции свойств, присущих дикорастущей ржи (мелкоколосость и мелкозерность, ломкость коло-

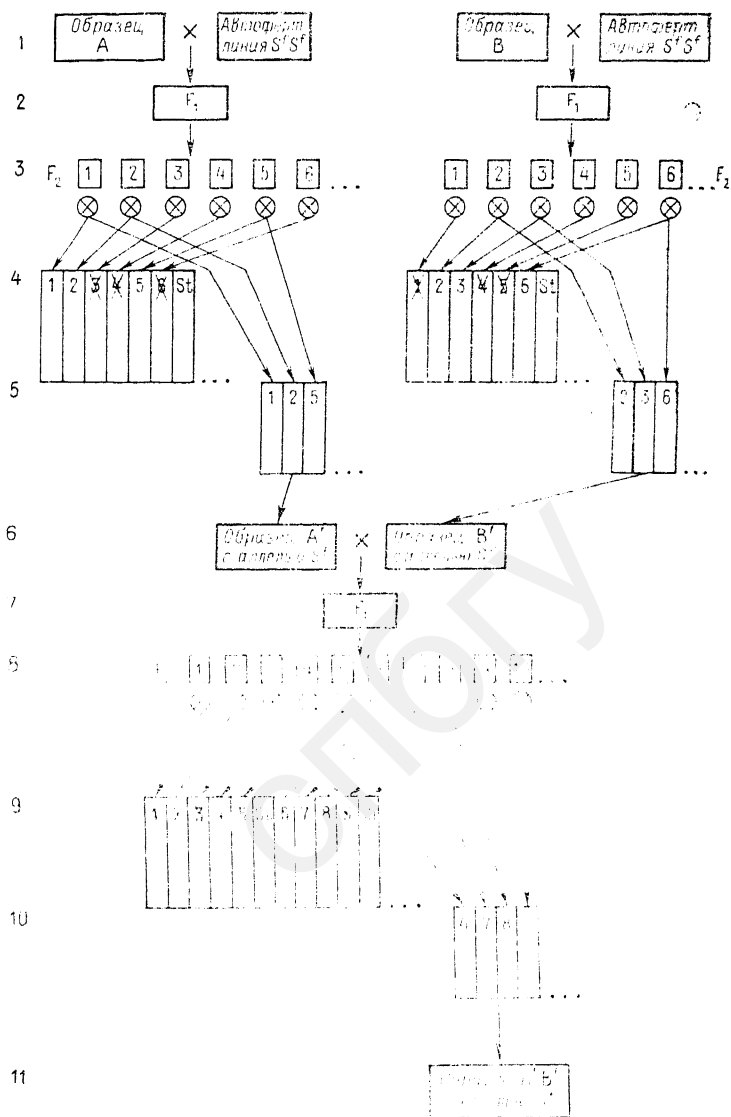


Рис. 27. Принципиальная схема использования автофертильных форм в селекции синтетических популяций.

1—11 — этапы работы, занимающие каждый один год.

са, чувствительность к стеблевой ржавчине). Вторым особенностью предлагаемого нами метода является использование однократного инбридинга для проверки отобранных растений по потомству с последующим переопылением лучших инбред-

ных потомств и созданием нового, улучшенного варианта популяции.

При создании новых вариантов синтетических сортов популяций следует помнить о том, что популяциям лучших существующих сортов ржи, так же, как и популяциям сорнополевой ржи, присуща высокая степень гетерозиготности. О том какова конкретная генетическая основа этой гетерозиготности, каковы частоты аллелей разных генов, мы в настоящее время практически ничего не знаем. Не исключено, что именно определенный уровень гетерозиготности популяций ржи по аллелям, детерминирующим аномальные варианты (например, альбинизм), является основой характерных для этих популяций свойств, включая уровень их продуктивности. Если все действительно так, то это решающим образом определит сами принципы селекции при формировании генотипической структуры новых сортов ржи интенсивного типа. Все это определяет чрезвычайную важность исследований по установлению генетической структуры популяций ржи.

Лучшим способом для выявления гетерозиготности растений, составляющих популяцию, является применение инбридинга. В главе IV уже были приведены сведения о том, какое большое наследственное разнообразие было выявлено при исследовании инбредных потомств ржи. Вместе с тем в этих же работах авторы четко показали и большие трудности в исследовании генетической структуры растений в популяциях ржи методом инбридинга. Исследовать по потомству удается лишь очень малую часть растений, которые способны завязать при самоопылении несколько зерновок.

Таким образом, по литературным данным мы располагаем лишь сведениями качественного порядка, позволяющими предполагать наличие в популяциях ржи высокого уровня гетерозиготности. Однако ни в одной работе не содержатся данные, позволяющие дать хотя бы ориентировочную количественную характеристику генетической структуры какой-либо популяции ржи.

Мы предложили метод изучения генетической структуры популяций ржи [Смирнов, Соснихина, 1979, 1981a], в основе которого лежит использование гибридизации с автофертильными линиями. Схема использования предложенного нами метода приведена на рис. 28. Отдельные растения из анализируемой популяции опыляются пылью автофертильной линии. Полученные гибриды F_1 автофертильны, поскольку они имеют не менее половины пыльцевых зерен с мутантной аллелью S^f и/или Z^f и могут обеспечивать оплодотворение при самоопылении. Если у анализируемого растения из популяции содержится в гетерозиготном состоянии рецессивная аллель какого-либо гена, то она должна передаваться при скрещивании с автофертильной линией части гибридных потомков F_1 , а при самоопы-

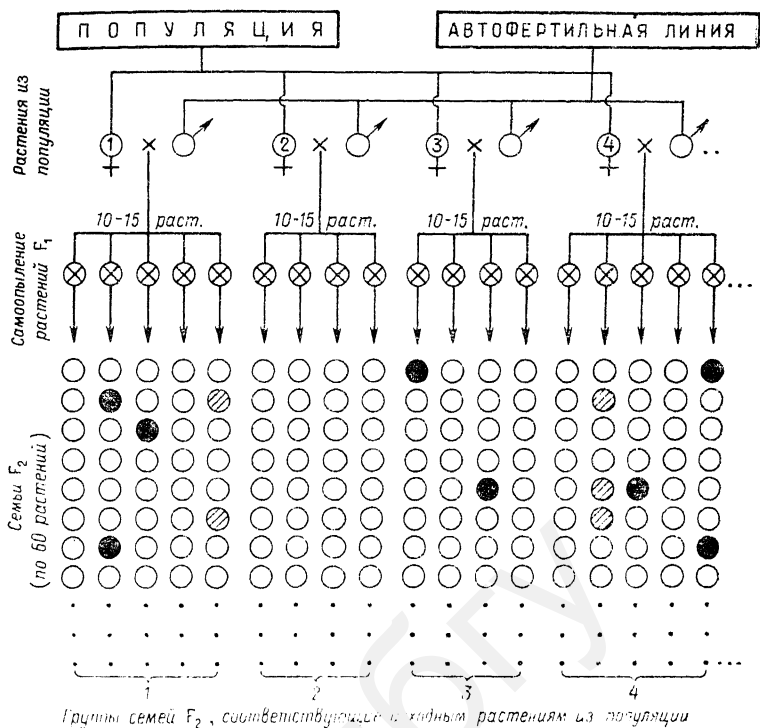


Рис. 28. Схема проведения генетического анализа по потомству растений из популяций ржи с использованием гибридизации с автофертильной линией.

лении растений F_1 в части инбредных потомств должны появляться гомозиготы по данной рецессивной аллели.

При использовании этого метода гибридные зерновки от каждого анализируемого растения из популяции высеваются отдельно (по 10—25 зерновок), растения F_1 самоопыляются, а семьи F_2 анализируют группами, соответствующими каждому исходному анализируемому растению из популяции. Наличие расщепления по одному или нескольким признакам хотя бы в одной семье F_2 из группы свидетельствует о гетерозиготности исходного растения из популяции.

Данный метод мы использовали при исследовании двух популяций — популяции сорнополевой ржи из Закавказья (Нахичеванская АССР) и сорта Вятка.* Популяция сорнополевой ржи отличалась большей полиморфностью по признакам колоса, о чем мы могли судить по предоставленному нам матери-

* Мы искренне признательны сотруднику ВИР В. М. Кожевникову, собравшему и предоставившему нам семена сорнополевой ржи, и сотруднику Сибирского НИИ растениеводства и селекции Н. С. Владимирову, предоставившему нам семена сорта Вятка.

Таблица 50. Характеристика полиморфизма по признакам колоса в образце из популяции сорнополевой ржи из Нахичеванской АССР

Номер типа	Число колосьев данного типа	Размер колоса	Плотность колоса	Цвет колоса	Ости	Цветковые реснички	Окраска зерновок	Завязываемость зерновок
1	10	Длинные	Рыхлые	Белые	Недомкнутые	Не опушенные	Нефиолетовые	Высокая
2	4	"	"	"	Тонкие	"	"	"
3	3	"	"	"	Недомкнутые	"	"	Низкая
4	11	Короткие	"	"	"	"	"	Высокая
5	5	"	"	"	Тонкие	"	"	"
6	6	"	Плотные	"	Недомкнутые	"	"	"
7	1	Длинные	Рыхлые	"	"	"	Фиолетовые	"
8	1	Короткие	"	"	"	Опушенные	Нефиолетовые	"
9	17	Длинные	"	Красные	"	Не опушенные	"	"
10	4	"	"	"	Тонкие	"	"	"
11	10	"	"	Коричневые	Недомкнутые	"	"	"
12	3	"	"	"	Тонкие	"	"	"
13	7	"	"	Черные или темные	Недомкнутые	Опушенные	"	"
14	1	"	"	"	Тонкие	"	"	"
15 + 17	15 + 5	"	"	"	Недомкнутые	Не опушенные	"	"
16 + 19	3 + 8	"	"	"	Тонкие	"	"	"
18	5	"	"	"	Недомкнутые	"	"	Низкая
20	7	Короткие	Плотные	Красные	"	"	"	Высокая
21	3	"	"	Черные или темные	"	Опушенные	"	"
Всего 127		94 длинн. 33 коротк.	111 рыхл. 16 плот.	39 белых 28 красн. 5 коричн. 47 черных или темн.	39 недомк. 28 домкнут.	115 неопуш. 12 опушен.	126 нефiolet. 1 фиолет.	119 высок. 8 низк.

алу, включавшему 127 колосьев, различавшихся по размеру, плотности, окраске, озерненности, ломкости остей, опушению цветковых чешуй и окраске зерновок. Мы выделили 21 тип колосьев с различным сочетанием указанных и некоторых других признаков. Однако для дальнейшего исследования были взяты зерновки лишь из 2—3 колосьев типов 1, 11, 13, 20, 21, указанных в табл. 50.

Сорт Вятка был значительно более выравнен по морфологическим признакам, так как эта выравненность контролируется в процессе семеноводства сорта.

Растения разных популяций (по 1—2 кастрированных колоса) опыляли пыльной автофертильной линией Ку-1а (с красными ушками листа) или линией Ф-1а (фиолетововерной). Обе линии пасчитывали по 4 поколения строгого инбридизма и по несколько дополнительных поколений внутривидового размножения. В последнем поколении от строгого самоопыления в этих линиях не наблюдали расщепления по каким-либо морфологическим признакам проростков и растений. В 1973/74 г. из линии Ку было заложено несколько десятков сублиний путем самоопыления отдель-

Таблица 51. Автофертильность растений из популяций сорнополевой ржи, сорта Вятка, линий Ку и Ф и гибридов F₁ (1978 г.)

Формы	Число зрелых растений	Распределение растений с различной автофертильностью, %										Среднее, % ($\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$)
		0	0,1— 10,0	10,1— 30,0	30,1— 40,0	40,1— 50,0	50,1— 60,0	60,1— 70,0	70,1— 80,0	80,1— 90,0	90,1— 100,0	
Линия Ку	316	14,9	13,9	13,3	12,3	9,2	10,4	4,7	3,2	0,6	0,3	27,8 ± 1,21
Линия Ф	23	17,4	4,3	4,3	8,7	13,0	8,7	21,7	4,3			43,3 ± 6,24
Сорнополевая рожь	190	56,3	35,3	3,1	4,1	1,0						0,81; 0,49—1,2*
Вятка	110	40,7	43,6	3,6	2,1	0,7	0,7	0,7	—	0,7		2,3; 1,4—3,4*
F ₁ (сорнополевая × линия Ф)	156	1,3	—	18,7	25,3	32,0	12,0	4,7				38,3 ± 1,08
F ₁ (сорнополевая × линия Ку)	41	2,8	3,0	11,4	19,7	24,1	21,1	11,4	3,0			42,3 ± 0,84
F ₁ (Вятка × линия Ку)	117	1,9	1,3	10,8	17,4	25,0	22,0	12,6	3,1	0,2		44,3 ± 0,70

* Расчет средних значений проведен с использованием предложенной Р. Фишером (цит. по: Урбах, 1964) трансформации процентов (p) в χ^2 -значения. Представлены доверительные пределы для средних значений при $P=0,95$.

Таблица 52. Количество групп семей F₂ с

Учетные показатели	Всего	Группы семей F ₂ без расщ.	Группы семей F ₂						
			отному		двум			трем	
			семьи		семьи с расщепл.		семьи без расщ.	семьи с расщепл.	
			с расщ.	без расщ.	по 1 приз.	по 2 приз.		по 1 приз.	по 2 приз.

Сорнополе

Число групп семей F ₂	18	2	8		4		3			
%	100	11,1	44,4		22,2		16,7			
Число семей F ₂	145	15	25	48	13	4	7	7	3	1

Сорнополе

Число групп семей F ₂	50	10	14		8		7			
%	100	20,0	28,0		16,0		14,0			
Число семей F ₂	117	46	30	70	29	11	40	31	7	2

Вятка ×

Число групп семей F ₂	54	1	13		15		10			
%	100	1,9	24,1		27,8		18,5			
Число семей F ₂	480	1	31	48	61	15	45	49	25	3

ных растений. Из общего количества 872 проанализированных растений было обнаружено лишь 2 растения с полосатыми листьями. Вместе с тем в линиях, родственных данным линиям Ку и Ф, наблюдалось расщепление по генам альбинизма, что свидетельствует об отсутствии каких-либо факторов-супрессоров, способных маскировать расщепление по рецессивным алелям, определяющим в частности, хлорофилловые аномалии.

Гибридные растения F₁ выявили достаточно высокий уровень автофертильности (табл. 51)—38—44%, что позволило получить при самоопылении каждого растения F₁ не менее чем по 20 зерновок, а в основном по 50 и более для посева семей F₂.

Такой уровень автофертильности гибридов F₁—следствие достаточно высокой автофертильности родительских линий Ку и Ф, в то время как анализируемые популяции характеризуются обычно свойственным популяциям ржи весьма низким средним уровнем автофертильности (0,8 и 2,3%). В этих популяциях 41—56% исследованных растений вообще не завязывали

расщеплением по разному числу признаков

с расщеплением по признакам											
трех	четырем				пяти						
семьи без расщ.	семьи с расщеплением				семьи без расщ.	семьи с расщеплением					семьи без расщ.
	по 1 приз.	по 2 приз.	по 3 приз.	по 4 приз.		по 1 приз.	по 2 приз.	по 3 приз.	по 4 приз.	по 5 приз.	

Вятка × линия Ф

			1		0					
			5,5		0					
9	7	2	2	—	2					

Вятка × линия Ку

			11		0					
			22,0		0					
27	46	26	9	1	42					

Вятка ×

			6		9					
			11,1		16,7					
34	24	16	8	2	10	36	25	9	1	—

зерновок, а автофертильность выше 10% была характерна лишь для 7,8% растений из популяции сорнополевой ржи и для 15,6% растений из популяции сорта Вятка. Только эту небольшую долю растений каждой популяции можно было бы проанализировать по их гибридным потомствам, которые могли бы содержать при 100%-ной выживаемости лишь от 6—9 до 30 растений в семье.

Нам же удалось проанализировать все 68 взятых в скрещивание растений из популяции сорнополевой ржи и все 54 растения из сорта Вятка. Как следует из данных, приведенных в табл. 52, в среднем от каждого исходного растения из популяции анализировали по 8—9 семей F₂. В 12(2+10) группах семей F₂, происходящих от растений из популяции сорнополевой ржи, не было выявлено расщепления ни по признакам проростков, ни по признакам взрослых растений. В остальных 56(16+40) группах семей F₂ наблюдалось расщепление по одному (8+14), двум (4+8), трем (3+7) или четырем (1+11) признакам. Таким образом, 56 растений популяции сорнополе-

вой ржи из 68 исследованных (82,3%) оказались гетерозиготными по рецессивным аллелям одного или нескольких генов. В табл. 52 представлено и количество семей без расщепления и с расщеплением по одному или нескольким признакам.

Аналогичная оценка потомств F_2 от растений популяции сорта Вятка показала, что лишь в одной группе семей F_2 из 54 исследованных не было выявлено расщепление, в 13 группах семей наблюдалось расщепление по одному признаку, в 15 группах семей — по 2, в 10 — по 3, в 6 по 4 и в 9 по 5 признакам. Таким образом, гетерозиготными оказались 53 растения Вятки из 54 исследованных (98,1%).

Полученные нами оценки уровня гетерозиготности в обеих исследованных популяциях следует признать минимальными по нескольким причинам. Во-первых, учет проведен лишь в отношении достаточно четко идентифицируемых морфологических признаков проростков и растений. Можно думать, что в исследуемых популяциях должна быть не меньшая гетерозиготность по генам, контролирующим структуру и активность различных ферментов. Как покажет опыт изучения разнообразия животных по электрофоретическим вариантам ферментов [Киричников, 1972; Левонтин, 1978, и др.], уровень изменчивости в популяциях весьма значителен. Во-вторых, нам пока не удалось в генетический контроль выявленных аномалий. Если специфичный анализ покажет, что наблюдаемые расщепления не моногенные, мы сможем более точно охарактеризовать средний уровень гетерозиготности тех растений из популяции, в потомстве которых выявлено расщепление.

В-третьих, в ряде случаев мы не выявили расщепления в семьях таких групп, которые включали весьма малое количество семей. Так, единственное растение Вятки, в потомстве которого мы не наблюдали расщепления, мы смогли проанализировать всего по одной семье F_2 . Из 12 (2+10) растений сорно-полевой ржи, отмеченных нами как не давших расщепления в семьях F_2 , для двух растений это заключение основано на изучении всего по одной семье F_2 , в потомстве двух растений были изучены группы всего из трех семей F_2 каждая, а в потомстве одного растения — группа из четырех семей F_2 . Кроме того, анализ расщепляющихся семей в последующих поколениях (F_3) выявил расщепление в них дополнительных, новых вариантов изменчивости, не выявившихся в F_2 (мощные одностебельные растения, очень долго не выколашивающиеся растения и др.). Это обстоятельство также заставляет более осторожно браковать те случаи, когда при анализе семей F_2 расщепление по мутантным аллелям не было выявлено.

Вместе с тем следует отметить, что в ряде случаев даже на таких группах с малым числом семей F_2 мы смогли обнаружить расщепление. Так, расщепление по одному признаку отмечено в трех группах семей F_2 , в которых было по 3 семьи, и

в трех группах, включавших по 4 семьи. В одной группе из 3 семей и в одной группе из 4 семей F_2 было отмечено расщепление по двум признакам, а в одной группе из 3 семей — расщепление по трем признакам. На основе этого материала сделано заключение о гетерозиготности 9 из 56 (40+16 — см. табл. 52) растений (около 1/6) сорнополевой ржи. Подобно этому, заключение о гетерозиготности 7 из 53 растений (около 1/8) из популяции Вятка также сделано на основе анализа групп с малым количеством семей F_2 . В двух группах по 3 семьи каждая и двух группах по 2 семьи наблюдали расщепление по одному признаку, в одной группе из 3 семей и в одной группе из двух семей — расщепление по двум признакам и в группе одной из 3 семей — расщепление по пяти признакам.

Качественная характеристика разнообразия выщеплявшихся в семьях F_2 рецессивных вариантов представлена в табл. 53.

Таблица 53. Частота групп семей F_2 с расщеплением по определенным типам фенотипических аномалий

Типы аномалий	Сорнополевая × л. ф		Сорнополевая × л. Ку		Вятка × л. Ку	
	число	%	число	%	число	%
Всего число групп семей F_2 с расщеплением	16	100	40	100	53	100
Аномалии проростков						
Безостые, травянистые и карликовые карликовидные аномалии	14	68,7	30	75,0	51	131,0
Полосатые листья	—	—	—	—	8	15,1
Усыхающие проростки	—	—	—	—	10	18,9
Карликовидные проростки	—	—	—	—	4	7,5
Закрученные листья, голые узлы, листья	—	—	—	—	4	7,5
Светло-зеленые	—	—	—	—	6	11,3
Аномалии взрослых растений						
Полосатые листья	1	6,2	23	57,5	—	—
Беловатые листья	1	6,2	—	—	—	—
Желто-зеленые листья	—	—	3	12,5	9	17,0
Рано усыхающие листья	—	—	2	5,0	—	—
Карлики, травянистые карлики, низкие	1	6,2	14	35,0	13	24,5
Коричневая соломина	1	6,2	2	5,0	3	5,7
Без воскового налета	1	6,2	2	5,0	3	5,7
Без антоциана	1	6,2	2	5,0	—	—
Без лигулы	—	—	1	2,5	1	1,9
Безостые колосья	—	—	1	2,5	—	—
Мужская стерильность	10	62,5	18	45,0	29	54,7
Ломкие	—	—	—	—	1	1,9
Недоразвитая лигула	—	—	—	—	1	1,9

В потомстве гетерозиготных растений из популяции сорнополевой ржи чаще всего (в 60—75%) выявлялось расщепление по различным хлорофильным аномалиям на стадии проростков (белые, желтоватые, белые с зеленоватым кончиком листа, зеленые с белой или желтоватой нижней частью листа). Очень часто (в 45—60% групп семей F_2) наблюдалось также расщепление по мужской стерильности. Пыльники растений с мужской стерильностью сравнительно редко выбрасываются из цветков, а в случае выбрасывания не растрескиваются и не высыплют пыльцу. Цитологический анализ пыльцы в таких пыльниках показал, что в них нормально развитые пыльцевые зерна либо полностью отсутствуют, либо их доля составляет менее 50%. Сравнительно часто среди растений сорнополевой ржи встречаются также гетерозиготы по генам полосатости листьев (до 57,5%), а также по генам низкостебельности, карликовости (до 35%). Другие аномалии в морфологии растений (изменения в окраске листьев и соломины, отсутствие воскового налета, антоциана, лигулы, безостость колоса, раннее усыхание листьев) выявлены каждая в потомстве 1—5 исходных растений из 56 оказавшихся гетерозиготными в популяции сорнополевой ржи.

Сходные результаты дал анализ гетерозиготности растений в популяции сорта Вятка. В группах семей F_2 часто наблюдается не один тип хлорофильных аномалий, а два или более — всего в разных группах семей F_2 была выявлена независимо 71 хлорофильная аномалия, т. е. в среднем по 1,34 типа аномалий на одну группу семей. В потомствах 8 растений сорта Вятка выщеплялись проростки с полосатыми листьями, в потомстве 10 растений выщеплялись проростки, засыхавшие уже через 3—4 недели после появления. Меньше было обнаружено растений в популяции сорта Вятка, в потомствах которых выщеплялись светло-зеленые проростки, карликовые, проростки с закрученными и игольчатыми листьями. Таким образом, учет расщепления в семьях F_2 только на стадиях проростков при анализе генотипической структуры растений сорта Вятка выявил высокую частоту гетерозиготных растений и довольно значительный спектр различных аномалий. Как и в сорнополевой ржи, в популяции сорта Вятка более половины (55%) растений оказались гетерозиготными по факторам, обуславливающим мужскую, а иногда и женскую стерильность. Четверть всех исследованных растений сорта Вятка несли рецессивные факторы, определяющие различные виды низкостебельных и карликовых форм. Довольно часто (17%) оказались представлены в сорте Вятка гетерозиготы по факторам, обуславливающим желто-зеленую или светло-зеленую окраску листьев у колосющихся растений. В одной-трех группах семей F_2 обнаруживали выщепление форм без воскового налета, ломких, безлигульных или с недоразвитой лигулой.

Таким образом, использование предложенного нами метода позволило эффективно проанализировать по потомству все взятые для исследования растения двух популяций ржи. Проведенный анализ выявил высокий уровень гетерозиготности растений в обеих популяциях по рецессивным факторам, определяющим видимые изменения морфологических признаков проростков и взрослых растений. В процессе этой работы эффективно использование метода инбридинга позволило выделить широкий набор различных вариантов внутривидового разнообразия.

Эти формы дополнили имевшуюся у нас генетическую коллекцию и вовлекаются в генетический анализ. Таким образом, данная работа — пример того, как может быть эффективно выявлена обширная скрытая в гетерозиготном состоянии внутривидовая изменчивость у растения, размножающегося строгим перекрестным опылением.

В литературе имеется немного работ, в которых были бы получены результаты, позволяющие дать количественную оценку уровня гетерозиготности растений в популяциях перекрестноопыляющихся растений. Большая часть таких работ процитирована в обзоре Крумпэкера [Crumpacker, 1967]. Это различные исследования, в которых методом инбридинга была характеризована гетерозиготность по генам хлорофильных аномалий в популяциях райграса пастбищного и многоцветкового, овсяницы красной, тимфеевки, ежи сборной и клевера ползучего. В каждой популяции анализировали от 10—15 до 50 растений и выявили от 12 до 67% растений, гетерозиготных по генам хлорофильных аномалий. Небольшое число проанализированных растений объясняется именно тем обстоятельством, что растения перечисленных видов размножаются посредством строгого перекрестного опыления. Проанализировать удается потомство лишь тех немногих растений, которые при самоопылении могут завязать небольшое количество семян.

Работ, посвященных изучению гетерозиготности растений в сортовых популяциях кукурузы, значительно больше. Но и в этих работах, результаты которых суммированы в обзоре Крумпэкера, в большинстве случаев в каждом сорте исследовали лишь несколько десятков растений — от 25 до 100, и лишь в некоторых работах самоопылению подвергали по 150—200 растений и более. Учитывали в потомствах F_1 расщепление по различным типам хлорофильных аномалий и различным аномалиям в строении зерновки. В разных сортовых популяциях кукурузы выявляли от 1 до 92% растений, гетерозиготных по рецессивным аллелям генов хлорофильных аномалий и от 2 до 30% растений, гетерозиготных по рецессивным аллелям генов дефектности зерновки. В большинстве этих работ, однако, как и в нашей работе, не был проведен генетический анализ выявляющихся аномалий, не было проведено изучения феноти-

пически сходных аномалий на аллелизм. (Мы предполагаем провести в дальнейшем генетический анализ выявленных аномалий и осуществить проверку на аллелизм.)

Большинство авторов оценивали гетерозиготность по генам хлорофильных аномалий. По нашим результатам, уровень гетерозиготности по таким генам в обеих исследованных нами популяциях высок: в популяции сорнополевой ржи расщепление по хлорофильным аномалиям и пестролистности наблюдается в потомстве 46 растений из 68 исследованных (67,6%), в популяции сорта Вятка различные типы хлорофильных аномалий, светло-зеленые и полосатые проростки выщеплялись в потомстве 44 растений из 54 исследованных (81,5%). Эти наши данные сопоставимы с наивысшими оценками гетерозиготности по генам таких аномалий, полученными в цитированных выше работах. Сходные с этим высокие частоты гетерозигот по спорофитным и гаметофитным летелям выявлены в природных популяциях напоротника *Osmunda regalis* [Klekowski, 1973, 1976].

Крумпахер [Crumpacker, 1967] цитирует лишь несколько работ [Hayes, Brewbaker, 1924; Woodworth, 1929; Bianchi, Pozzi, 1961; Pozzi, Bianchi, 1963], в которых при исследовании растений из сортовых популяций кукурузы авторы регистрировали частоту семей F_2 с расщеплением по одной и по двум хлорофильным аномалиям. При этом семей с расщеплением по двум аномалиям выявляется чрезвычайно мало — от 0,5 до 5,1%. В исследованных нами популяциях ржи гораздо более часто выявляются растения, в потомстве которых расщепление идет по нескольким признакам хлорофильных аномалий проростков и растений. В сорнополевой ржи мы выявили 17 растений из 68 исследованных (25%), в потомстве которых наблюдалось расщепление по двум разным хлорофильным аномалиям, и 3 растения (4,4%), в потомстве которых выщеплялись три разных типа хлорофильных аномалий. В сорте Вятка выявлено 15 растений из 54 исследованных (27,8%), в потомстве которых наблюдалось расщепление по двум разным хлорофильным аномалиям, 11 растений (20,4%) с расщеплением по трем и 1 растение (1,9%) с расщеплением по четырем разным хлорофильным аномалиям.

Обсуждая в сравнительном плане генотипическую структуру популяции сорнополевой ржи и популяции сорта Вятка, следует подчеркнуть наличие в первой отчетливо выраженного полиморфизма по признакам колоса, что видно из данных, приведенных в табл. 50. Такой полиморфизм — состояние, характерное для сорнополевой ржи [Иванов, 1960]. В популяции сорта Вятка, как и в большинстве селекционных сортов, полиморфизм по морфологическим признакам выражен очень слабо. Изредка в популяции Вятки мы находили ветвистоколосые растения, но в большей степени полиморфизм наблюдался по признакам, которые не контролировали в ходе искусственного

отбора — по опушению соломины под колосом, по окраске пыльников, по окраске зерновок и некоторым другим. Возможно, что наличие в популяции сорта Вятка высокого уровня гетерозиготности по аллелям генов хлорофильных аномалий в такой-то мере компенсирует ту гомозиготность растений по рецессивным аллелям желтого цвета спелого колоса, неопушенности цветковых чешуй и других подобных признаков, которая была закреплена в процессе селекции при создании сортов культурной ржи.

Итак, наши результаты показывают, что уровень гетерозиготности весьма высок не только в популяции сорнополевой ржи, не претерпевшей влияния целенаправленного искусственного отбора, но и в популяции сорта Вятка, при этом в сортовой популяции уровень гетерозиготности по учтенным признакам оказался не ниже, а даже более высоким. Однако эти заключения приобретут надежную основу только после проведения генетического анализа выявленных наследственных вариантов и исследования их на аллелизм. После этого можно будет иметь представление об аллелофондах исследуемых популяций, о частотах аллелей, и на этом основании выяснять и составлять характеристики генетической структуры популяций. Как было сказано ранее, получение таких данных о генетической структуре различных сортовых популяций представляется нам исключительно важным для оценки того, какие характеристики генетической структуры сортовой популяции определяют ее важнейшие хозяйственные и биологические свойства: урожайность, устойчивость к неблагоприятным биотическим (грибные болезни) и абиотическим (мороз, длительность стояние талых вод) факторам среды. Для выяснения этого необходимо выполнение исследования, подобного описанному выше, в отношении многих сортовых популяций с неизменным условием — введением работы до этапа генетического анализа и проверки на аллелизм.

Представляло бы интерес исследовать указанным методом для бы одну группу сортов, являющихся последовательными продуктами деятельности одного селекционного центра, и выявить, сопровождается ли прогресс селекции какими-либо определенными изменениями в генетической структуре создаваемых сортовых популяций. С другой стороны, не менее важно изучение сортов, полученных в разных селекционных центрах на основе одной исходной популяции. В этом отношении чрезвычайно интересен сорт Пелкус, послуживший для всей Европы родоначальником более чем десятка различных сортов. Наконец, в любом селекционном центре селекционер может подвергнуть сравнительному анализу генотипическую структуру некоей исходной популяции, из которой он ведет отбор перспективной отобранной формы и формы, оказавшейся самой худшей из всех, выведенных из исходной популяции. Таким

образом, очевидно, что возможны весьма интересные сопоставления в случае, если будут получены данные о генетической структуре популяций.

В настоящее время такие данные имеются лишь для сортовых популяций кукурузы. Особый интерес представляет дважды воспроизведенный эксперимент с сортом Reid Yellow Dent [Woodworth, Mumm, 1931; Sprague, Schuler, 1961]. Из 800 растений сорта методом инбридинга были выявлены и выбракованы растения, гетерозиготные по мутациям хлорофильных аномалий и дефектности зерновки. Новый вариант популяции был создан при переопылении нерасщепляющихся инбредных потомств. Тем не менее через 3—4 поколения разноможения нового «очищенного» от вредных аллелей варианта сортовой популяции в ней методом инбридинга вновь выявили значительную долю гетерозигот по мутациям хлорофильных аномалий и дефектности зерновки.

С этими данными в известной мере согласуется концепция В. А. Струникова [1974, 1976] о важной роли полудеталей, на фоне которых в несущих их линиях накапливаются компенсационные комплексы генов, имеющие решающее значение в обеспечении гетерозисного эффекта при вовлечении таких линий в скрещивание.

Итак, возможно, что наличие в сортовых популяциях значительного уровня гетерозиготности, в том числе и по летальным мутациям, — это определенный механизм, обеспечивающий высокую жизнеспособность и продуктивность популяции. Так ли это — предстоит выяснить в специальных исследованиях. Но если это предположение подтвердится, то откроется новый путь к сознательному конструированию, формированию в селекционном процессе новых сортовых популяций с определенными характеристиками их генетической структуры, включая, возможно, введение летальных аллелей определенных генов, аллелей мужской и женской стерильности и т. п.

Проблема выявления генетической структуры популяций имеет еще ряд немаловажных аспектов. В настоящее время мы не имеем данных о том, сказывается ли на генотипической структуре сортовых популяций интенсивная химизация сельского хозяйства (регулярное использование пестицидов, ретардантов, дефолиантов) в сочетании с различными другими факторами загрязнения воздуха, воды и почвы.

Наконец, все большее значение приобретает проблема сохранения и изучения внутривидового разнообразия популяционных систем — и сортовых у культурных растений, и популяционных систем дикорастущих видов. Эта проблема впервые была сформулирована как научная проблема Н. И. Вавиловым и реализована в виде программы работ Всесоюзного института растениеводства по сбору и изучению мировых коллекций образцов сортовых популяций культурных растений и природных

популяций их дикорастущих сородищей. Однако нам неизвестны ни особенности генетической структуры этих образцов, ни те изменения, которые могут происходить в процессе многократного воспроизведения их на небольших делянках коллекционных посевов в условиях различных почвенно-климатических зон.

Все сказанное подчеркивает важность проведения конкретных исследований по выявлению генетической структуры популяций. Ведь популяции — это основная форма существования перекрестноопыляющихся растений и в природе, и в культуре. Оптимальная генетическая структура этих популяций формируется под контролем естественного и искусственного (для сортовых популяций) отбора. Выявить эту структуру можно с использованием предложенного нами метода скрещивания с автофертильными линиями.

ЛИТЕРАТУРА

- Авдулов Н. П. Карิโอ-систематическое исследование семейства злаков. **Д.** 1931, 428 с. (Прилож. 44 к Трудам по прикл. бот., генет. и сел.).
- Агеев К. Ф. Изучи у ржи. — Изв. сельхоз. академии им. К. А. Тимирязева, 1929, кн. 4, с. 143—175.
- Андреев В. П. Влияние гибридинга на мутационную изменчивость и радиочувствительность семян яровой ржи. — Докл. ТСХА, 1973, вып. 192, с. 135—138.
- Антропова Е. и В. Рожь СССР и сопредельных стран. Л., 1929, 366 с. (Прилож. 36 к Трудам по прикл. бот., генет. и сел.).
- Антропов В. И. Изучи у географических форм ржи. В кн.: Труды Всесоюз. съезда по генет., сел., семеноводству и племенному животноводству. Т. 4. Л., 1930, с. 19—26.
- Антропов В. И., Антропова В. Ф. Селекция ржи. — В кн.: Теоретические основы селекции растений. Т. 2. М.; Л., 1935, с. 245—266.
- Антропова В. Ф., Кобылянский В. Д., Кузнецова С. И. Рожь. Л., 1970, 94 с. (Каталог мировой коллекции ВНИР. Вып. 58.)
- Атаева Д. М., Морданский А. Б., Айзатулина Х. С. Кариотипический полиморфизм культурной ржи. — ДАН СССР, 1982, т. 261, № 1, с. 234—237.
- Бабаджанян Г. А., Мкртчян А. А. Наблюдения над самоопылением и перекрестным опылением ржи. — Изв. АН АрмССР, биол. и сельскохозяйств. науки, 1953, т. 6, № 10, с. 9—22.
- Балканджиза Ю., Меттин Д. Морфологични и цитологични проучвания на трисомите при ръжта (*Secale cereale* L.). — Генетика и селекция (ПРБ), 1974, т. 7, № 2, с. 48—135.
- Вавилов Н. И. О происхождении культурной ржи. — Труды по прикл. бот., 1917, т. 10, № 7—10, с. 561—590.
- Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений. Л., 1926, 248 с. (Труды по прикл. бот., генет. и сел., 1926, т. 16, вып. 2).
- Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система. — Труды по прикл. бот., генет. и сел., 1931, т. 26, вып. 3, с. 109—134.
- Вавилов Н. И. Генетика на службе социалистического земледелия. — Успехи совр. биол., 1932, т. 1, вып. 5—6, с. 159—177.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости (1920) — В кн.: Теоретические основы селекции растений. Т. 1. М.; Л., 1935а, с. 75—128.
- Вавилов Н. И. Научные основы селекции пшеницы. — В кн.: Теоретические основы селекции растений. Т. 2. М.; Л. 1935б, с. 3—244.
- Вавилов Н. И. Новое звено в эволюции культурной ржи. — В кн.: Президиум Академии наук СССР академику В. Л. Комарову. К 70-летию со дня рождения и 45-летию научной деятельности. М.; Л. 1939, с. 167—173.
- Виноградова В. В., Кобылянский В. Д. Морозоустойчивость озимой ржи

разных эколого-географических групп. Л., 1980 (каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 294).

Врикке Г. Псевдосовместимость у ржи и ее использование при селекции панмиктических сортов. — В кн.: XIV Междунар. генет. конгресс. Секционные заседания. Тез. докл. Ч. II. М., 1978, с. 71.

Гандилян П. А. К систематике рода *Secale* L. и его разнообразие в Армянской ССР. — Бюл. журнал Армении, 1976, т. 29, № 11, с. 27—35.

Генетика и селекция гороха / Под ред. В. В. Хвостовой. Новосибирск, 1975, 268 с.

Генетика картофеля / Под ред. В. В. Хвостовой и И. М. Яшвиной. М., 1973, 264 с.

Гладышева Н. М., Ростова Н. С., Смирнов В. Г. Изучение корреляций между морфологическими признаками диплоидных и тетраплоидных форм озимой ржи и их устойчивостью к полеганию. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1976, вып. 4, с. 146—154.

Гладышева Н. М., Ростова Н. С., Смирнов В. Г. Анализ системы корреляций между морфологическими признаками диплоидных и тетраплоидных форм озимой ржи и их устойчивостью к полеганию. — Цитология и генетика, 1977, т. 11, № 2, с. 145—150.

Голубовская И. Н. Генетический контроль поведения хромосом в мейозе. — В кн.: Цитология и генетика мейоза. М., 1975, с. 312—344.

Гроссгейм А. А. Новая раса дикой горной ржи *S. vavilovii* из Закавказья. — Труды по прикл. бот. и сел., 1923, т. 13, вып. 2, с. 461—482.

Гуляева З. Б. Новая форма озимой диплоидной ржи без антоциана. — Труды по прикл. бот., ген. и сел., 1980, т. 67, вып. 3, с. 50—53.

Гуньков Ю. П. Изучение некоторых вопросов несовместимости у ржи (*Secale cereale* L.). Автореф. канд. дис. Новосибирск, 1971, 31 с.

Густафсон О. Н. П. Вавилов и параллельная изменчивость. — В кн.: Генетика и благосостояние человечества. М., 1981, с. 40—53.

Державин А. И. Многолетняя рожь. Ставрополь, 1950, 83 с.

Державин А. И. Краткие итоги 25-летней работы по выведению многолетней ржи. — Труды Ставроп. сельскохозяйств. ин-та, 1958, вып. 8, с. 103—116.

Дука С. X. Пути селекции культурной многолетней ржи. — Селекция и семен., 1938, № 8—9, с. 19—20.

Дмигрияева А. В., Здрилько А. Ф. Цитоплазматическая мужская стерильность у ржи и ее физиолого-биохимические особенности. — Селекция и семен. (МСХ УССР), 1967, вып. 7, с. 121—124.

Жегалов С. И. Введение в селекцию сельскохозяйственных растений. М.; Л., 1930, с. 363—369.

Жуковский П. М. Дикорастущая новая форма ржи из Анатолии и предварительные критические заметки о виде *Secale cereale*. — Труды по прикл. бот., генет. и сел., 1928, т. 19, вып. 2, с. 49—58.

Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. Л., 1964, 542 с.

Жученко А. А. Генетика томатов. Кишинев, 1973, 664 с.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., 1968, 403 с.

Захаров И. А. Генетические карты высших организмов. Л., 1979, 158 с.

Здрилько А. Ф., Адамчук Г. К. Создание форм с цмс для получения гетерозисных гибридов ржи. — Бюл. ВИР, 1975, вып. 48, с. 54—57.

Зурабишвили Т. Г., Иорданский А. Б., Бадаев Н. С. Поликарногамный анализ и исследование дифференциальной окраски хромосом *Triticum aestivum* L. — ДАН СССР, 1974, т. 218, № 1, с. 207—210.

Иванов А. П. Поведение некоторых количественных признаков в посеводательном инцукте у ржи. — Зап. Ленингр. сельскохозяйств. ин-та, 1939, вып. 2, с. 53—82.

Иванов А. П. Сорнополевая рожь Нагорно-Карабахской автономной области, ее ботанический состав и селекционное значение. — Труды по прикл. бот., генет. и сел., 1960, т. 32, вып. 2, с. 3—36.

Иванов А. П. Рожь, Л.; М., 1961, 303 с.

- Ивенец Л. Е., Сколе Д. Ю. Цитогенетика, селекция растений и агрономия. — В кн.: Рожь: производство, химия и технология. М., 1980, с. 16—36.
- Карпеченко Г. Д. Теория отдаленной гибридизации. — В кн.: Теоретические основы селекции растений. М.; Л. 1935, с. 293—354.
- Катерова А. Г. Особенности цитоплазматической и ядерной мужской стерильности у озимой ржи. — Бюл. ВИР, 1975, вып. 48, с. 46—53.
- Кахидзе Н. Т. Мейозис у инцухтированной ржи. — ДАН СССР, 1939, т. 25, № 1, с. 69—71.
- Кедров-Зихман О. О., Понятовская Л. Н. Способ повышения самофертильности исходного материала в селекции гомозиготных линий. — Докл. АН СССР, 1977, т. 21, № 10, с. 949—951.
- Кедров-Зихман О. О., Риттер А. А. К вопросу о реакции сортов ржи на самоопыление. — В кн.: Генетика и цитология растений. Минск, 1962, с. 61—65.
- Кедров-Зихман О. О., Шилко Т. С. Получение и использование трисомиков озимой ржи. Минск, 1979, 174 с.
- Кедров-Зихман О. О., Шилко Т. С. Морфологическое разнообразие первичных трисомиков ржи. — В кн.: Изменчивость и отбор. Минск, 1980, с. 89—94.
- Кириичников В. С. Биохимический полиморфизм и проблема так называемой неадаптивной эволюции. — Механизмы эволюции, 1972, т. 74, № 2 (5), с. 231—246.
- Клячко П. Ф., Белоусов А. А. Результаты генетического изучения цитоплазматической мужской стерильности у озимой ржи. — Генетика, 1972, т. 8, № 7, с. 9—15.
- Кобылянский В. Д. К генетике цитоплазматической мужской стерильности у озимой ржи. — Генетика, 1969, т. 5, № 9, с. 43—47.
- Кобылянский В. Д. Новый тип короткостебельности у ржи. — Вестн. сельскохозяйств. науки, 1970, № 11, с. 56.
- Кобылянский В. Д. Новый источник короткостебельности для селекции интенсивной ржи. — Вестн. сельскохозяйств. науки, 1971а, № 9, с. 58—62.
- Кобылянский В. Д. Создание стерильных аналогов сортов озимой ржи, гибридов стерильности и возстановителей фертильности. Труды по прикл. бот., генет. и сел., 1971б, т. 14, вып. 1, с. 76—85.
- Кобылянский В. Д. К генетике доминантного фактора короткостебельности у ржи. — Генетика, 1972, т. 8, № 2, с. 12—17.
- Кобылянский В. Д. Генетические особенности короткостебельной ржи. — Труды по прикл. бот., генет. и сел., 1973, т. 49, вып. 3, с. 97—108.
- Кобылянский В. Д. Генетический анализ как метод отбора константных форм короткостебельной ржи. — Селекция и семен., 1974а, № 6, с. 12—15.
- Кобылянский В. Д. Некоторые итоги изучения гетерозиса и возможности использования ЦМС у озимой ржи. — Бюл. ВИР, 1974б, вып. 40, с. 28—33.
- Кобылянский В. Д. Рожь (генетика, систематика, проблемы селекции). Автореф. докт. дис. 1975, 57 с.
- Кобылянский В. Д. Исходный материал и методы селекции ржи, инцухтированной к мужской стерильности. — Труды по прикл. бот., генет. и сел., 1977а, т. 58, вып. 3, с. 123—127.
- Кобылянский В. Д. Проблема селекции озимой ржи в условиях интенсивного земледелия. — Труды по прикл. бот., генет. и сел., 1977б, т. 59, вып. 3, с. 43—50.
- Кобылянский В. Д. К проблеме создания сортов озимой ржи интенсивного типа. — Селекция и семен., 1978, № 5, с. 11—13.
- Кобылянский В. Д., Аргёмов Г. В., Катерова А. Г. Наследование признака цитоплазматической мужской стерильности. — Труды по прикл. бот., генет. и сел., 1980, т. 67, вып. 3, с. 130—133.
- Кобылянский В. Д., Виноградова В. В., Гудкова В. В. О зимостойких сортах короткостебельной ржи. — Вестн. сельскохозяйств. науки, 1978, № 1, с. 27—31.
- Кобылянский В. Д., Ильичев Г. А., Кузнецова С. И., Корзун А. Е.,

Ракитина А. Н. Рожь. Л., 1974, 168 с. (Каталог мировой коллекции ВИР, вып. 133).

Кобылянский В. Д., Катерова А. Г. Микроспорогенез у форм ржи с цитоплазматической и ядерной мужской стерильностью. — Бюл. ВИР, 1973а, вып. 31, с. 43—51.

Кобылянский В. Д., Катерова А. Г. Наследование цитоплазматической и ядерной мужской стерильности у озимой диплоидной ржи. — Генетика, 1973б, т. 9, № 7, с. 5—11.

Кобылянский В. Д., Катерова А. Г. Особенности цитоплазматической мужской стерильности у озимой ржи. — Бюл. ВИР, 1974, вып. 40, с. 34—38.

Кобылянский В. Д., Катерова А. Г., Лапиков Н. С. Изменчивость и наследование основных хозяйственно-полезных признаков у озимой ржи. — Труды по прикл. бот., генет. и сел., 1975а, т. 55, вып. 3, с. 157—169.

Кобылянский В. Д., Катерова А. Г., Лапиков Н. С. Выведение гибридной короткостебельной ржи на стерильной основе. — Вестн. сельскохозяйств. науки, 1979, № 3, с. 51—56.

Кобылянский В. Д., Корзун А. Е., Ерошенко Т. Т. и др. Рожь. Л., 1975б, 121 с. (Каталог мировой коллекции ВИР, вып. 152).

Кобылянский В. Д., Корзун А. Е., Ракитина А. Н., Чмелева З. В. Рожь. Л., 1979а, 24 с. (Каталог мировой коллекции ВИР, вып. 259).

Кобылянский В. Д., Корзун А. Е., Ракитина А. Н. и др. — Рожь. Л., 1978, 84 с. (Каталог мировой коллекции ВИР, вып. 237).

Кобылянский В. Д., Кузнецова С. И. Исходный материал для селекции устойчивости к полеганию. — Селекция и семен., 1970, № 4, с. 16—19.

Кобылянский В. Д., Несгеренко С. А. К вопросу о качестве зерна озимой ржи. — Селекция и семен., 1973, № 1, с. 42—43.

Кобылянский В. Д., Солодухина О. В. Вредоносность мучнистой росы и поражений диплоидной короткостебельной озимой ржи. — Вестн. сельск. науки, 1980, № 9, с. 60—63.

Кобылянский В. Д., Чмелева З. В., Ракитина А. Н. Высококачественные формы озимой ржи. — Селекция и семен., 1979б, № 3, с. 24—25.

Конарев В. Г. Белки как генетические маркеры в изучении природы и происхождения геномов культурных растений. — Труды по прикл. бот., генет. и сел., 1979, т. 60, вып. 3, с. 3—8.

Конарев В. Г., Чмелева З. В., Козлова К. Г., Кобылянский В. Д. Образцы ржи с характеристикой содержания 5-алкилрезорцинолов в зерне. Л., 1977, 48 с. (Каталог мировой коллекции ВИР, вып. 197).

Кондраченко Ф. Т. Селекция озимой ржи на неполегаемость. — Селекция и семен., 1967, № 2, с. 38—42.

Кондратенко Ф. Т., Гончаренко А. А. Пути повышения эффективности селекции озимой ржи. — Селекция и семен., 1973, № 1, с. 28—33.

Костов Д. Межвидовые гибриды у ржи. — ДАН СССР, 1937, т. 14, № 4, с. 213—214.

Костов Д. Частота полиэмбрионии и хлорофильных вариаций у ржи. — ДАН СССР, новая серия, 1939, т. 24, № 5, с. 479—482.

Краевой С. Я., Гундаев А. И., Можяева В. С. Стратегия генетики растений в ближайшем обозримом будущем. — В кн.: Успехи соврем. генетики. М., 1974, вып. 5, с. 160—181.

Краснюк А. А. Некоторые данные по генетике ржи. — Селекция и семен., 1936а, № 9, с. 50—53.

Краснюк А. А. Узкородственное разведение у ржи. М., 1936б, 52 с.

Крупнов В. А. Генная и цитоплазматическая мужская стерильность растений. М., 1973, 277 с.

Кудрякова Н. В. Генетический контроль изоферментов эстеразы у ржи: Автореф. канд. дис., Л., 1982а, 18 с.

Кудрякова Н. В. Хромосомный контроль изоферментов алкогольдегидрогеназы, эстеразы и β -амилазы у различных сортов ржи. — Генетика, 1982б, т. 18, № 4, с. 661—667.

Кукуруза и ее улучшение / Под ред. Дж. Ф. Спрега. М., 1957, 558 с.

Кунакбаев С. А. Формообразовательный процесс у озимой ржи. — Труды Башк. НИИСХ, 1969, вып. 3, с. 62—81.

Кунакбаев С. А. О некоторых фактах формообразования у озимой ржи. — Сельскохозяй. биол., 1970, № 6, с. 816—823.

Левитский Г. А. Исследование морфологии хромосом. — Труды Всесоюзн. съезда по генет., сел., семеноводству и племенному животноводству, т. 2. Л., 1930, с. 87—105.

Левитский Г. А. Морфология хромосом. История, методика, факты, теория. — Труды по прикл. бот., генет. и сел., 1931а, т. 27, вып. 1, с. 19—174.

Левитский Г. А. Морфология хромосом и понятие «каротины» в систематике. — Труды по прикл. бот., генет. и сел., 1931б, т. 27, вып. 1, с. 187—240.

Левитский Г. А. Цитология растений. М., 1976, 352 с.

Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., 1978, 352 с.

Мадей Л. Изучение мужской стерильности у ржи. Бюл. ВИР, 1975, вып. 48, с. 16—18.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974, 460 с.

Малахова Л. П. Популяционная цитогенетика пшеничных растений. — В кн.: Итоги науки и техники. Общая генетика. Т. 3. Эволюционная и популяционная генетика. М., 1978, с. 92—129.

Маханец И. А. Получение триплоидной озимой ржи. Цитология и генетика, 1968, т. 2, № 2, с. 169—173.

Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. М., 1972, 324 с.

Мику В. Е. Генетические исследования кукурузы. Кишинев, 1981, 291 с.

Миркова В., Соснихина С. Особенности пшеницы на мейозиса на индухт-линии от диплоида ржи (*Secale cereale* L.). Генетика и селекция (НРБ), 1980, т. 13, № 4, с. 296—306.

Молчан И. М. Способы создания генетической гетерозисности и некоторые вопросы гетерозисной селекции у перекрестноопыляющихся и самоопыляющихся растений. II. Влияние полиплоидии на совместимость при гибридном у ржи и гречиш. — Генетика, 1973, т. 9, № 6, с. 11—18.

Мошкович А. М. Карнологическое и сравнительное цитозамбриологическое исследование диплоидной и тетраплоидной ржи: Автореф. канд. дисс. Кишинев, 1972.

Мошкович А. М., Чеботарь А. А. Рожь (карнология, эмбриология, цитогенетика). Кишинев, 1976, 190 с.

Мусаев Д. А. Генетическая коллекция хлопчатника и проблема наследования признаков. Ташкент, 1979, 164 с.

Невский С. А. Триба *Hordeae* Benth. — В кн.: Флора СССР. М., 1934, т. 2, с. 590—728.

Нечас П. Наследование ветвистости колоса ржи, сопровождаемой умножением цветков и частей цветков. — *Biologia Plantarum*, 1961, т. 3, № 1, p. 65—74.

Орлова Н. Н., Солдатова О. П. Цитогенетическое изучение мутационного процесса в семенах популяции и чистых линий ржи (*Secale cereale* L.) при хранении. — Генетика, 1975, т. 11, № 11, с. 9—14.

Палилова А. Н. Цитоплазматическая мужская стерильность у растений. Минск, 1969, 212 с.

Пахомова В. П., Худоерко В. И. Селекция озимого жита. — В кн.: Озиме жито. Київ, 1977, с. 20—38.

Пенева Т. И., Кобылянский В. Д. Полиморфизм и специфичность белков дикой и культурной ржи. — Труды по прикл. бот., генет. и сел., 1979, т. 63, вып. 3, с. 50—59.

Писарев В. М. Индухт. — В кн.: Теоретические основы селекции растений. М.; Л., 1935, т. 1, с. 597—646.

Понятовская Л. Н. Генетическое изучение и селекция самоопыленных линий озимой ржи: Автореф. канд. дис. Минск, 1979, 19 с.

Попов Г. И., Васью В. Г. Селекция и семеноводство озимой ржи. Л., 1979, 224 с.

- Приянишникова З. Д. Инцухт и плодообразования у ржи. — Семеноводство, 1934, № 3, с. 40—42.
- Приянишникова З. Д. К вопросу использования продуктов инцухта в селекции ржи. — Селекция и семен., 1939, № 6, с. 15—16.
- Пшеница и ее улучшение / Пер. с англ. Под ред. М. М. Якубчинера, П. Козьминой, Л. Н. Любарского. М., 1970, 520 с.
- Рахитина А. Н. Устойчивость сортов ржи к прорастанию зерна в колосе. — В кн.: Сб. трудов аспиранта и молодых научн. сотр. ВИР. Л., 1970, № 17, с. 107—112.
- Ригер Р., Михаэлис А. Генетический и цитогенетический словарь. М., 1967, 607 с.
- Рожевиц Р. Ю. Монография дикорастущих и сорнополевых видов ржи. — *Secale L.* — Труды Ботан. ин-та АН СССР. М.; Л., 1947, сер. 1, № 6, с. 105—163.
- Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск, 1967, 327 с.
- Романов И. Д. Особенности развития пыльцы злаков и значение их для некоторых генетических исследований. — Генетика, 1970, т. 6, № 10, с. 11—14.
- Романов И. Д., Орлова И. Н. Цитомиксис и его последствия в микропроцитах *Triticale*. — Генетика, 1971, т. 7, № 12, с. 5—13.
- Романова Н. П. Использование метода определения сцепления факторов несовместимости с морфологическими маркерами у ржи. — В кн.: Четвертый съезд Всесоюз. общества генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова. — Тез. докл. Ч. 3. Кишинев, 1982, с. 142—143.
- Рэго Г. Матэрыялы на вывучэнні біялагічных асаблівасцяў розных сартоў пры міжродавай гібрыдызацыі і пры інцухце у глебава-кліматычных умовах БССР. — Зап. Белор. акад. сельск. хоз-ва, 1928, с. 152—163.
- Санегин Л. А. Гены редукционного деления. — Труды по прикл. бот., ген. сел., 1933, сер. 2, № 5, с. 5—75.
- Семенов В. И., Семенова Е. В. Поллиморфизм ржаных хромосом по гетероматричным блокам у некоторых сортов ржи и форм тритикале. — Генетика, 1982, т. 18, № 11, с. 1856—1867.
- Сидоров А. Н. Изучение фертильности ржи при самоопылении. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1971, вып. 3 (15), с. 66—75.
- Синская Е. Н. Динамика выт. М.; Л., 1948, 527 с.
- Смирнов В. Г. О генетическом контроле количественного и качественного состава углеводов в эндосперме зерна кукурузы. — В кн.: Пищевая кукуруза. М., 1966, с. 59—72.
- Смирнов В. Г., Ватин К. В. Методы установления гомологичности генов. — В кн.: Исследования по генетике. Л., 1971, вып. 4, с. 76—110.
- Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Группа сцепления у ржи. — В кн.: Третий съезд Всесоюз. общества генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова. Тез. докл. Л., 1977, с. 427.
- Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Задачи и методы генетического анализа популяций. — В кн.: Популяции растений. Л., 1979, с. 28—44.
- Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Изучение гетерозиготности растений популяции сорнополевой ржи и популяции сорта Вятка. — В кн.: Исследования в генетике. Вып. 9. Л., 1981а, с. 138—147.
- Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Генетика ржи (*Secale cereale* L.). XIII. Установление сцепления между генами, контролирующими форму колоса и наличие лигулы. — Генетика, 1981б, т. 17, № 3, с. 532—537.
- Смирнов В. Г., Соснихина С. П., Федоров В. С. Генетика ржи (*Secale cereale* L.). — В кн.: XIV Междунар. генетич. конгресс. Секционные заседания, ч. II, М., 1978, с. 124.
- Смирнов В. Г., Суриков И. М. К вопросу о методах установления отдаленных генетических гомологий. — Генетика, 1972, т. 8, № 1, с. 148—156.
- Солдатова О. П., Орлова И. Н. Мутационный процесс при хранении семян в различных условиях. — Биол. науки, 1979, № 6, с. 77—82.
- Соснихина С. П. Генетический контроль поведения хромосом в мейозе у

гибридных линий диплоидной ржи (*Secale cereale* L.). II. Аномалии на стадиях AI, AII и тетрад. — Генетика, 1973, т. 9, № 8, с. 21—30.

Соснихина С. П. Генетический контроль поведения хромосом в мейозе у гибридных линий диплоидной ржи (*Secale cereale* L.). I. Число хиазм. — В кн.: Исследования по генетике. Вып. 5, Л., 1974а, с. 112—119.

Соснихина С. П. Генетический контроль поведения хромосом в мейозе у гибридных линий диплоидной ржи (*Secale cereale* L.). III. Мейоз у межлинейных гибридов. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1974б, № 9, с. 129—136.

Соснихина С. П. Цитогенетическое изучение гибридных линий диплоидной ржи: Автореф. канд. дис. Л., 1974в, 24 с.

Соснихина С. П., Смирнов В. Г. Мейоз у спонтанного галлонда ржи. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1981, № 3, с. 110—112.

Соснихина С. П., Смирнов В. Г., Забирова Э. Р. Генетический контроль поведения хромосом в мейозе у гибридных линий диплоидной ржи (*Secale cereale* L.). IV. Деления в тетрадах. — Генетика, 1980, т. 16, № 4, с. 677—683.

Степочкин Н. И. Анализ мейоза различных форм 42-хромосомных триплектов методом дифференциальной окраски хромосом. — Изв. СО АН СССР, 1975, вып. 3, с. 139—140.

Струнников В. А. Возникновение компенсационного комплекса генов. — одна из причин гетерозиса. — Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 5, с. 666—677.

Струнников В. А. Генетический анализ повышенной гетерозисности гомологичных по всем лokusам партеногенетических самцов тутового шелкопряда. — ДАН СССР, 1976, т. 227, № 6, с. 1457—1460.

Суриков И. М. О составе популяции ржи по самофертильности составляющих ее растений. — ДАН СССР, 1956, т. 110, № 4, с. 680—682.

Суриков И. М. Самофертильность популяции ржи в связи с условиями выращивания: Автореф. канд. дис. Минск, 1957а, 17 с.

Суриков И. М. Самофертильность ржи в связи с условиями вегетации и некоторыми другими факторами. — Уч. зап. БГУ им. В. И. Ленина, сер. биол., 1957б, вып. 37, с. 161—211.

Суриков И. М. К вопросу о распределении факторов альбинизма и частоте спонтанного мутирования в популяции ржи. — Докл. АН БССР, 1959, т. 3, № 5, с. 222—225.

Суриков И. М. Расщепление при скрещивании безантоиновой и безвосковой форм яровой ржи. — Бюл. ин-та биологии АН БССР, 1960а, вып. 4, с. 179—182.

Суриков И. М. Варьирование реакции несовместимости у ржи. — Журн. общ. биол., 1960б, т. 21, № 4, с. 270—278.

Суриков И. М. Генетика самофертильности у ржи. III. Самофертильность исходной популяции и первого гибридного поколения яровой ржи. — Генетика, 1969, т. 5, № 12, с. 5—16.

Суриков И. М. Генетика самофертильности у ржи. IV. Самофертильность клонов и первого гибридного поколения озимой ржи. — Генетика, 1971а, т. 7, № 1, с. 16—29.

Суриков И. М. Наследование двух хлорофильных aberrаций у ржи. — Труды по прикл. бот., генет. и сел., 1971б, т. 46, вып. 1, с. 122—130.

Суриков И. М. Генетика внутривидовой несовместимости мужского гаметофита и пестика у цветковых растений. — В кн.: Успехи совр. генетики, вып. 4, М., 1972а, с. 119—169.

Суриков И. М. Новая гипотеза генетического контроля самонесовместимости у растений. — Бюл. ВИР, 1972б, вып. 24, с. 27—29.

Суриков И. М. Теория самонесовместимости в связи с генетикой самофертильности ржи: Автореф. докт. дис. Л., 1972в, 53 с.

Суриков И. М. Вторая группа сцепления ржи с участием гена самонесовместимости. — Бюл. ВИР, 1979, вып. 89, с. 56—58.

Суриков И. М., Романова Н. П. Материалы по факториальной генетике (*Secale cereale* L.). II. Признаки ветвления стебля и отсутствия колоса. — Генетика, 1971, т. 7, № 9, с. 13—21.

Суриков И. М., Романова Н. П. Анализ рекомбинации признаков ветвления стебля и отсутствия колоса с признаками антоциановой пигментации, карликовости, махровости колоса и белого основания листьев у ржи. — Труды по прикл. бот., генет. и селекции, 1976, т. 58, вып. 1, с. 77—82.

Суриков И. М., Романова Н. П. Материалы по факториальной генетике (*Secale cereale* L.). I. Наследование различий по признакам опушенности листового влагалища и озимости — яровости. — Генетика, 1978, т. 14, № 3, с. 396—405.

Суриков И. М., Романова Н. П. Некоторые данные о наследовании признака яровость — озимость у ржи. — Труды по прикл. бот., генет. и селекции, 1980, т. 67, вып. 3, с. 46—49.

Събева З. Дифференциально оцветявано на хромозомите с Гимза, С-сектора, на диплоидни сортове българска ръж (*Secale cereale* L.). — Генетика селекция (НРБ), 1980, т. 13, № 4, с. 287—295.

Теоретические основы селекции растений. В 3-х т. Под общей ред. акад. И. Вавилова. Т. 1. Общая селекция растений. М.; Л., 1935, 1043 с.; Т. 2. Частная селекция зерновых и кормовых культур. 1935. 711 с.; Т. 3. Частная селекция картофеля, овощных, бахчевых, плодово-ягодных и технических культур. 1937. 862 с.

Терентьев П. В., Ростова Н. С. Практикум по биометрии. Л., 1977, 12 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк истории эволюции. М., 1969. 408 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. Н. Очерк учения о популяции. М., 1973. 278 с.

Тиунов А. Н., Глухих К. А., Хорькова О. А., Шернин А. И. Рожь. М., 1972. 352 с.

Тихонович И. А. Дифференциальная окраска метафазных хромосом ржи. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1974, № 21, с. 131—134.

Тихонович И. А. Полиморфизм хромосом инбредных линий и популяций ржи (*Secale cereale* L.). — ДАН СССР, 1975а, № 4, т. 224, с. 944—946.

Тихонович И. А. Изучение изменчивости хромосом методом дифференциальной окраски у популяций и инбредных линий ржи и редиса: Автореф. канд. дис. Л., 1975б. 23 с.

Тихонович И. А. Полиморфизм хромосом по гетерохроматиновым районам в популяциях растений. — В кн.: Популяции растений. Л., 1979, с. 101—115.

Тихонович И. А., Фадеева Т. С. Изучение гетерохроматина в кариотипах форм генетической коллекции ржи. — Генетика, 1976, т. 12, № 3, с. 5—14.

Урбах В. Ю. Биометрические методы. М., 1964. 415 с.

Фадеева Т. С. Генетика земляники. Л., 1975. 184 с.

Федоров В. С. Ветвистоколосые формы, появившиеся в инцукте ржи сорта Вятка Московская, и характер их наследования. — Труды Петергофск. биол. ин-та, 1960, № 18, с. 119—132.

Федоров В. С. К методике генетического анализа признаков ржи. — В кн.: Межвузовская конф. по эксперим. генетике. Тез. докл. Ч. 1. Л., 1961а, с. 171—172.

Федоров В. С. Наследование признаков у гибридов ржи от свободного опыления. — В кн.: Межвузовск. конф. по эксперим. генетике. Тез. докл. Ч. 1. Л., 1961б, с. 173—174.

Федоров В. С. Ксенин. — В кн.: Исследования по генетике, вып. I. Л., 1961в, с. 116—121.

Федоров В. С. Генетика ржи. III. Наследование антоциановой окраски, воскового налета и ветвистостолосости у ржи. — В кн.: Исследования по генетике, вып. 2. Л., 1964, с. 100—110.

Федоров В. С., Смирнов В. Г. Генетика ржи (*Secale cereale* L.). IV. К генетике антоциановой окраски. — Генетика, 1967, т. 3, № 2, с. 94—102.

Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Генетика ржи (*Secale cereale* L.). V. О наследовании признака автофертильности у диплоидной ржи. — Генетика, 1967а, т. 3, № 3, с. 23—28.

Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Генетика ржи (*Secale cereale* L.). VI. К генетике воскового налета. — В кн.: Исследования по генетике. Вып. 3. Л., 1967б, с. 104—111.

Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Генетика ржи (*Secale cereale* L.). IX. Плейотропный эффект наследственного фактора карликовости. — В кн.: Исследования по генетике. Вып. 3. Л., 1967в, с. 111—126.

Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Генетика ржи (*Secale cereale* L.). X. Характер наследования карликовости. — Генетика, 1970а, т. 6, № 3, с. 5—17.

Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Генетика ржи (*Secale cereale* L.). XI. Наследование безлигульности. — Генетика, 1970б, т. 6, № 5, с. 5—14.

Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Генетика ржи (*Secale cereale* L.). XII. Наследование опушения цветковых чешуй. — Генетика, 1970в, т. 6, № 6, с. 5—16.

Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Автофертильность диплоидной и тетраплоидной ржи. Цитология и генетика, 1971а, т. 5, № 1, с. 3—9.

Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Некоторые итоги исследований по частной генетике ржи. — В кн.: Исследования по генетике. Вып. 4. Л., 1971б, с. 117—133.

Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Получение и изучение автофертильных линий у ржи *Secale cereale* L. — В кн.: Использование насыщающих скрещиваний и самонесовместимости в селекции сельскохозяйственных растений. Киев, 1975, с. 132—139.

Филипченко Ю. А. Частная генетика. Ч. I. Растения. Л., 1927. 240 с.

Филипченко Ю. А. Частная генетика. Ч. II. Животные. Л., 1928. 280 с.

Филипченко Ю. А. Генетика мягких пшениц. М.; Л., 1934. 262 с.

Хаджинов М. И. Селекция кукурузы. — В кн.: Теоретические основы селекции растений. М.; Л., 1935, т. 2, с. 377—447.

Хангильдин В. В. Генетические факторы. — В кн.: Генетика и селекция гороха. Новосибирск, 1975, с. 37—106.

Хвостова В. В., Шапова А. И. Дифференциальная окраска хромосом ржи и ее значение в цитогенетике тритикале. — Изв. СО АН СССР, 1974, № 3, с. 70—73.

Цвелев Н. Н. Обзор видов трибы Triticeae Dum. сем. злаковых (Poaceae) в флоре СССР. — В кн.: Новости систематики высших растений, 1973, т. 10, с. 19—59.

Цитогенетика пшеницы и ее гибридов / Под ред. П. М. Жуковского и В. В. Хвостовой. М., 1971. 288 с.

Цицин Н. В. Ветвистая озимая рожь. — В кн.: Отдаленная гибридизация. М., 1954, с. 313—322.

Чередниченко В. Н., Шулындин П. Ф. Изучение триплоидных гибридов ржи. — Цитология и генетика, 1971, т. 5, № 6, с. 394—398.

Чередниченко В. Н., Шулындин А. Ф. Гибридизация ржи разной плоидности и особенности эмбриогенеза. — Селекция и семен. (МСХ УССР), 1973, вып. 25, с. 102—109.

Чугункова Т. В. Изучение причин нескрещиваемости и возможностей ее

- преодоления у ржи различной плоидности: Автореф. канд. дис. Саратов, 1944, 23 с.
- Шилко Т. С., Кедров-Зихман О. О. Группа сцепления дополнительной хромосомы псевдонормального трисомика озимой ржи. — В кн.: Четвертый Всесоюз. общества генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова. Докл. Ч. 3. Кишинев, 1982, с. 267.
- Шкутина Ф. М. Цитогенетика и селекция тритикале. — В кн.: Цитогенетика и эволюция кариотипов. Новосибирск, 1977, с. 11—36.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.; Л., 1946. 396 с.
- Шмаргонь Е. Н. Анализ хромомерного строения митотических хромосом. — ДАН СССР, 1938, т. 21, № 5, с. 263—265.
- Шмаргонь Е. Н. Хромомерное строение набора хромосом ржи. — ДАН СССР, 1939, 23, № 3, с. 266—268.
- Шугубе Г. О. О связях между естественным и искусственно полученным многообразием форм и о некоторых экспериментальных исследованиях по эволюции культурных растений. — Генетика, 1966, т. 2, № 11, с. 9—30.
- Шумный В. К., Пшеницын Л. А. Влияние факторов внешней среды на уровень несовместимости у ржи. — Генетика, 1971, т. 7, № 6, с. 25—30.
- Шапова А. И. Дифференциальная окраска хромосом растений. I. *Secale cereale* L. — Цитология, 1974, т. 16, № 3, с. 370—372.
- Шапова А. И. Дифференциальная окраска хромосом по Гимза и перспективы использования этого метода в цитогенетике растений. — В кн.: Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипов. Новосибирск, 1977, 213—231.
- Шапова А. И., Баутина Т. А. Дифференциальная окраска хромосом ржи пшенично-ржаного амфидиплоида. — Изв. СО АН СССР, сер. биол., 1974, т. 2, с. 134—136.
- Шапова А. И., Кобылянский В. Д. Дифференциальная окраска хромосом растений II. Межвидовые гибриды ржи. — Цитология, 1976, т. 18, 2, с. 156—160.
- Щербина Д. М. Изучение реакции сортов озимой ржи на инбридинг. — Цитология и генетика, 1969, т. 3, № 1, с. 66—75.
- Эмме Е. К. Материалы к цитологии рода *Secale*. — Труды по прикл. бот., генет. и селект., 1927, т. 17, вып. 3, с. 73—100.
- Яска В. Эволюционная изменчивость ферментов и филогенетические взаимоотношения в роде *Secale*. — Изв. АН ЭССР, 1975, т. 24, № 3, с. 179—198.
- Ясумуро И., Такеути М., Наката Н., Сасаки М. Вариации кариотипа при окрашивании на С полосы у инбредной ржи. — В кн.: XIV Междунар. генетич. конгресс. Секционные засед. Тез. докл. Ч. 1. М., 1978, с. 307.
- Aase H. C. Cytology of cereals. — Bot. Rev., 1935, vol. 1, p. 467—496.
- Ahloowalia B. S. Study of translocation in diploid rye. — Genetica, 1963, vol. 33, p. 207—221.
- Akdik S., Müntzing A. New cases of segmental interchanges and some meiotic irregularities in rye. — Hereditas, 1949, vol. 35, p. 67—76.
- Allard R. M. The mating system and microevolution. — Genetics, 1975, vol. 75, suppl., p. 115—126.
- Appels R., Driscoll C. J., Peacock W. J. Heterochromatin and highly repeated DNA sequences in rye (*Secale cereale*). — Chromosoma, 1978, vol. 70, p. 67—90.
- Athwal D. S. Semidwarf rice and wheat in global food needs. — Quart. Rev. Biol., 1971, vol. 46, p. 1—34.
- Ayanoadu U., Rees H. DNA synthesis in rye chromosomes. — Heredity, 1973, vol. 30, p. 233—240.
- Bailey R. J., Rees H., Adena M. A. Interchange heterozygosity and selection in rye. — Heredity, 1978, vol. 41, p. 1—12.
- Bailey R. J., Rees H., Jones L. M. Interchange heterozygotes versus homozygotes. — Heredity, 1976, vol. 37, p. 109—112.

Baker B. S., Carpenter A. T. C., Esposito M. S., Esposito R. E., Sandler L. The genetic control of meiosis. — *Ann. Rev. Genet.*, 1976, vol. 10, p. 53—134.

Beadle G. W. A gene for supernumerary mitoses during spore development in *Zea mays*. — *Science*, 1929, vol. 70, p. 406—407.

Beadle G. W. Polymitotic maize and precocity hypothesis of chromosome conjugation. — *Cytologia*, 1933, vol. 5, p. 118—121.

Beadle G. W. Chromosome aberration and gene mutation in sticky chromosome plants of *Zea mays*. — *Cytologia*, 1937, Fujii Jubilee vol., p. 43—56.

Bennett M. D. The duration of meiosis. — *Proc. Roy. Soc. Lond., ser. B*, 1971, vol. 178, p. 277—299.

Bennett M. D., Finch K. A., Smith J. B., Rao M. M. The time and duration of female meiosis in rye, wheat and barley. — *Proc. Roy. Soc. Lond., ser. B*, 1973, vol. 183, p. 301—319.

Bennett M. D., Gustafson J. P., Smith J. B. Variation in nuclear DNA in genus *Secale*. — *Chromosoma*, 1977, vol. 61, p. 149—176.

Bianchi A., Pozzi M. Mendelian factors in Italian open pollinated varieties. — *Maize Genet. Coop. News. Lett.*, 1961, N 35, p. 80—81.

Blakeslee A. F. New Jimson weeds from old chromosomes. — *J. Hered.*, 1934, vol. 25, p. 80—108.

Blakeslee A. F., Belling J. Chromosomal mutations in the Jimson weed, *Datura stramonium*. — *J. Hered.*, 1924, vol. 15, p. 195—206.

Bhattacharyya N. A., Jenkins B. C. Karyotype analysis and chromosome designations for *Secale cereale* L. "Dakold". — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1960, vol. 2, p. 268—277.

Bhavandan K. V. Supernumerary cell division during meiosis in *Rumex aristata*. — *Cytologia*, 1971, vol. 36, p. 575—578.

Bowman J. G., Rajbathy T. Fusion of chromocenters in premeiotic interphase of *Secale cereale* and its possible relationship to chromosome pairing. — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1977, vol. 19, p. 313—321.

Brewbaker H. E. Studies of self-fertilization in rye. Univ. Minn. Agr. Exp. Sta. Techn. Bull., 1926, N 40, p. 1—40.

Brieger F. G., Mangelsdorf A. J. Linkage between morphological characters and factors for self-sterility. *Mem. Hort. Soc. of New York*, 1927, vol. 3, p. 369—371.

Burnham C. H. Chromosomal interchanges in plants. — *Bot. Rev.*, 1956, vol. 22, p. 419—552.

Candela M., Figueiras A. M., Lacadena J. R. Maintenance of interchange heterozygosity in cultivated rye *Secale cereale* L. — *Heredity*, 1979, vol. 42, p. 283—289.

Clausen R. E., Cameron D. R. Inheritance in *Nicotiana tabacum*. XVIII. Monosomic analysis. — *Genetics*, 1944, vol. 29, p. 447—477.

Cleland R. E. The cytogenetics of *Oenothera*. — *Adv. Genet.*, 1962, vol. 11, p. 147—237.

Corn and corn improvement / Ed. by G. Sprague. Madison, 1977. 774 p.

Crumpacker D. W. Genetic loads in maize (*Zea mays* L.) and other cross-fertilized plants and animals. — *Evol. Biol.*, 1967, vol. 1, p. 306—424.

Darlington C. D. The control of the chromosome by genotype and its bearing on some evolutionary problems. — *Amer. Naturalist*, 1932, vol. 66, p. 25—51.

Darlington C. D. Natural populations and breakdown of classical genetics. — *Proc. Roy. Soc. Lond., ser. B*, 1956, vol. 145, p. 350—360.

Darlington C. D., Haque A. Organization of DNA synthesis in rye chromosomes. — In: *Chromosomes today*. Edinburgh; London, 1966, vol. 1, p. 102—107.

Darvey N. L. Genetics of seed shrivelling in wheat and triticales. — In: *Proc. 4th Wheat Genet. Symp. Columbia*, 1973, p. 155—160.

Darvey N. L., Gustafson J. P. Identification of rye chromosomes in wheat-rye addition lines and Triticale by heterochromatin bands. — *Crop. Sci.*, 1975, vol. 15, p. 239—243.

- Davidson F. R., Brewbaker H. E., Thompson N. A. Brittle straw and other abnormalities in rye. — J. Agric. Res., 1924, vol. 28, p. 169—172.
- Davis E. D., Jones G. H. Chiasma variation and control in pollen mother cell and embryo-sac mother cells of rye. — Genet. Res., 1974, vol. 23, p. 185—190.
- Dedio W., Hill R. D., Evans L. E. Anthocyanins in the pericarp and coleoptiles of purple seeded rye. — Can. J. Pl. Sci., 1972, vol. 52, p. 981—983.
- Dedio W., Kaltsikes P. J., Larter E. N. Numerical chemotaxonomy in the genus *Secale*. — Can. J. Bot., 1969, vol. 47, p. 1175—1180.
- Donald C. M. The breeding of crop ideotypes. — Euphytica, 1968, vol. 17, p. 385—403.
- Duckart J. Ergebnisse neunjähriger Inzestzuchtversuche bei Roggen. — Z. ind. Abst. Vererb.-Lehre, 1928, Suppl. 1, S. 603—608.
- Dumon A. G. Genetisch onderzoek bij rogge (*Secale cereale* L.). — Meded. Sta. Plantevered. Heverlee-Leuven, 1932, vol. 5, p. 10 (Ref. in: Plant Breed. Abstr., 1933, vol. 3, p. 404.)
- Dumon A. G. Een geval van dominant en recessief bruin bij *Secale cereale*. — Agricultura, 1938, vol. 41, p. 190—196. (Ref. in: Plant Breed. Abstr., 1939, vol. 9, p. 201.)
- Dumon A. G. The heredity of chlorophyll deficiencies in *Secale cereale* L. — Caryologia, 1954, vol. 6, suppl., p. 1221—1225.
- Dumon A. G. Ontleding van het erfelijk patrimonium van de rogge (*Secale cereale* L.). — Stud. Krig. Plant Veredel., Wageningen Versl., 1961, N 70, p. 966—982. (Ref. in: Plant Breed Abstr., 1962, vol. 32, p. 3217.)
- Dumon A. G., Laeremans R. De overerving van het chlorofyl bij *Secale cereale* L. — Agricultura, 1963, vol. 11, p. 91—105. (Ref. in: Plant Breed. Abstr., 1963, vol. 33, p. 4404.)
- East E. M., Jones D. F. Inbreeding and outbreeding — their genetic and sociological significance. Philadelphia: London, 1919. 285 p.
- East E. M., Mangelsdorf A. G. A new interpretation of the hereditary behaviour of self-sterile plants. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1925, vol. 11, p. 166—171.
- East E. M., Mangelsdorf A. G. Studies on self-sterility. VII. Heredity and selective pollen-tube growth. — Genetics, 1926, vol. 11, p. 466—481.
- Edwardson J. R. Cytoplasmic male sterility. — Bot. Rev., 1956, vol. 22, p. 696—738.
- Edwardson J. R. Cytoplasmic male sterility. — Bot. Rev., 1970, vol. 36, p. 341—420.
- Elci S., Sybenga J. Incomplete preferential pairing in a tetraploid *Secale* hybrid carrying translocations: multivalent configuration frequencies and marker segregation. — Genetica, 1976, vol. 46, p. 177—182.
- Emerson R. A. Relation of the differential fertilization genes, Ga ga, to certain other genes of the Su-Tu linkage group of maize. — Genetics, 1934, vol. 19, p. 137—156.
- Evans L. E., Dedio W., Hill R. D. Variability in the alkylresorcinol content of rye grain. — Can. J. Pl. Sci., 1973, vol. 53, p. 485—488.
- Evans L. E., Jenkins B. C. Individual *Secale cereale* chromosome additions to *Triticum aestivum*. I. The addition of individual "Dakold" fall rye chromosomes to "Kharkov" winter wheat and their subsequent identification. — Can. J. Genet. Cytol., 1960, vol. 2, p. 205—215.
- Fisher R. A., Balmukand B. The estimation of linkage from the offspring of selfed heterozygotes. — J. Genet., 1928, vol. 20, p. 79—92.
- Flavell R. B., O'Dell M., Thompson R. Molecular cloning and characterization of major repeated sequences of *Secale cereale* absent from *S. silvestre*. — Ann. Rep. Plant Breed. Inst., Trumpington, 1978, p. 114—117.
- Fröst S., Väivars L., Carlbon C. Reciprocal extrachromosomal inheritance in rye (*Secale cereale* L.). — Hereditas, 1970, vol. 65, p. 251—260.
- Garcia P., Perez de la Vega M., Benito C. The inheritance of rye seed peroxidases. — Theor. Appl. Genet., 1982, vol. 61, p. 341—351.

- Geiger H. H., Schnell F. W. Cytoplasmic male sterility in rye (*Secale cereale* L.). — Crop. Sci., 1970, vol. 10, p. 590—593.
- Gill B. S., Kimber G. The Giemsa C-banded karyotype of rye. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1974, vol. 71, p. 1247—1249.
- Giraldes R., Orellana I. Metaphase I bonds, crossing over frequency and genetic length of specific chromosome arms of rye. — Chromosoma, 1979, vol. 72, p. 377—385.
- Golubovskaya I. N. Genetic control of meiosis. — Intern. Rev. Cytol., 1979, vol. 58, p. 247—290.
- Gottschalk W. Investigations on the genetic control of meiosis. — Nucleus, 1968, vol. 11, p. 343—361.
- Gowen I. W. Meiosis as a genetic character in *Drosophila melanogaster*. — J. Exp. Zool., 1933, vol. 65, p. 83—106.
- Grant V. The regulation of recombination in plants. — Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol., 1958, vol. 23, p. 337—363.
- Gupta P. K. Homologous relationship between wheat and rye chromosomes. Present status. — Genetica, 1971, vol. 42, p. 199—213.
- Gustafson J. P., Evans L. E., Josifec K. Identification of chromosomes in *Secale montanum* and individual *S. montanum* chromosome additions to "Kharkov" wheat by heterochromatin bands and chromosome morphology. — Can. J. Genet. Cytol., 1976, vol. 18, p. 339—343.
- Hakansson A., Ellerström S. Seed development after reciprocal crosses between diploid and tetraploid rye. — Hereditas, 1950, vol. 36, p. 256—296.
- Hamrick J. L., Holden L. R. Influence of microhabitat heterogeneity on gene frequency distribution and gametic phase disequilibrium in *Avena barbata*. — Evolution, 1979, vol. 33, p. 521—533.
- Handbook of genetics / Ed. by R. C. King. New York: London, 1974, vol. 2, 631 p.
- Hasegawa N. A cytological study on 8 chromosome rye. — Cytologia, 1934, vol. 6, p. 68—77.
- Hayes H. K., Brewbaker H. E. Frequency of mutations for chlorophyll deficient seedlings in maize. — J. Hered., 1924, vol. 15, p. 497—502.
- Hayman D. L. The genetical control of incompatibility in *Phalaris coerulescens* Desf. — Austr. J. Biol. Sci., 1956, vol. 9, p. 321—331.
- Hayward M. D. Genetic control of neocentric activity in rye. — Hereditas, 1962, vol. 17, p. 139—141.
- Hayward M. D., Wright A. J. The genetic control of incompatibility in *Eolum perenne* L. — Genetica, 1971, vol. 42, p. 414—421.
- Heemert C. van, Sybenga J. Identification of the three chromosomes involved in the translocations which structurally differentiate the genome of *Secale cereale* L. from those of *S. montanum* Grossh. and *S. vavilovii* Grossh. — Genetica, 1972, vol. 43, p. 387—393.
- Heneen W. K. Chromosome morphology in inbred rye. — Hereditas, 1962, vol. 48, p. 182—200.
- Heneen W. K. On meiosis of haploid rye. — Hereditas, 1967, vol. 52, p. 421—424.
- Heneen W. K., Caspersson T. Identification of the chromosomes of rye by distribution patterns of DNA. — Hereditas, 1973, vol. 74, p. 259—279.
- Heribert-Nilsson N. Populationsanalysen und Erbliehkeitsversuche über die Selbststerilität, Selbstfertilität und Sterilität bei dem Roggen. — Z. Pflanzenz., 1916, Bd 4, S. 1—44.
- Heribert-Nilsson N. Über die Entstehung der Selbstfertilität beim Roggen. — Hereditas, 1953, vol. 39, p. 65—74.
- Irishi N. J., Müntzing A. Structural heterozygosity in *Secale kuprijanovii*. — Hereditas, 1960, vol. 46, p. 745—752.
- Irishi N., Müntzing A., Ramulu F. S. Further data on structural heterozygosity in strain *Secale kuprijanovii*. — Hereditas, 1969, vol. 61, p. 339—347.
- Immer F. R. Formulae and tables for calculating linkage intensities. — Genetics, 1930, vol. 15, p. 81—98.

- Immer F. R., Henderson M. T. Linkage studies in barley. — *Genetics*, 1943, vol. 28, p. 419—440.
- Jaaska V. Electrophoretic enzyme studies in the genus *Secale* L. — Изв. АН Эст. ССР, сер. биол., 1972, т. 21, с. 61—70.
- Jaaska V. Genetic polymorphism of acid phosphatase in populations of rye, *Secale cereale* L. s. l. — Изв. АН Эст. ССР, сер. биол., 1979, т. 28, с. 185—193.
- Jain S. K. Cytogenetics of rye (*Secale cereale*). — *Bibliogr. Genet.*, 1960, vol. 19, p. 1—86.
- John B. Myths and mechanisms of meiosis. — *Chromosoma*, 1976, vol. 54, p. 295—325.
- John B., Lewis K. R. The meiotic system. Wien; New York, 1965. 335 p. (Protoplasmatologia. Handbuch der Protoplasmaforschung. Bd. 6, F. 1).
- Johnsson H. Meiotic aberrations and sterility in *Alopecurus myosuroides*. — *Hereditas*, 1944, vol. 30, p. 469—506.
- Johansson H. Multiple forms of enzymes in rye. — *Hereditas*, 1969, vol. 63, p. 458.
- Jones D. F. The effects of inbreeding and cross-breeding upon development. — *Conn. Agr. Exp. Sta. Bull.*, 1918, N 207, p. 5—100.
- Jones D. F. The productiveness of single and double cross first generation hybrids. — *J. Amer. Soc. Agron.*, 1922, vol. 14, p. 241—252.
- Jones G. H. The control of chiasma distribution in rye. — *Chromosoma*, 1967, vol. 22, p. 69—90.
- Jones G. H. Meiotic errors in rye related to chiasma formation. — *Mut. Res.*, 1968, vol. 5, p. 385—395.
- Jones G. H. Further correlation between chiasmata and U-type exchanges in rye meiosis. — *Chromosoma*, 1969, vol. 26, p. 105—118.
- Jones G. H. Giemsa C-banding of rye meiotic chromosomes and the nature of terminal chiasmata. — *Chromosoma*, 1978, vol. 66, p. 45—57.
- Jones G. H., Rees H. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. VIII. Distribution of chiasmata within pollen mother cells. — *Heredity*, 1964, vol. 19, p. 719—730.
- Kamanoi M., Jenkins B. C. Trisomies in common rye *Secale cereale* L. — *Seiken zihou*, Rep. Kihara Inst. Biol. Res., 1962, N 13, p. 118—123.
- Kamanoi M., Jenkins B. C. Studies on the trisomies in common rye *Secale cereale* L. I. Their occurrence and morphological characteristics. — *J. Agric. Sci. Tokyo Nogyo Daigaku*, 1975a, N 19, p. 198—208.
- Kamanoi M., Jenkins B. C. Studies on the trisomies in common rye *Secale cereale* L. II. Cytological studies on the secondary trisomic plant. — *J. Agric. Sci. Tokyo Nogyo Daigaku*, 1975b, N 20, p. 137—142.
- Kast W. K., Geiger H. H. Studies on the inheritance of mildew resistance in rye. II. A monogenic, race-specific resistance. — *Z. Pflanzenz.*, 1982, vol. 88, p. 339—342.
- Khush G. S. Cytogenetic and evolutionary studies in *Secale*. II. Interrelationships in the wild species. — *Evolution*, 1962, vol. 16, p. 484—496.
- Khush G. S. Cytogenetic and evolutionary studies in *Secale*. III. Cytogenetics of weedy ryes and origin of cultivated rye. — *Econ. Bot.*, 1963, vol. 17, p. 60—71.
- Khush G. S., Stebbins G. L. Cytogenetic and evolutionary studies in *Secale*. I. Some new data on the ancestry of *S. cereale*. — *Amer. J. Bot.*, 1961, vol. 48, p. 723—730.
- Kimber G., Riley R. Haploid angiosperms. — *Bot. Rev.*, 1963, vol. 29, p. 480—495.
- Klekowski E. J. Genetic load in *Osmunda regalis* populations. — *Amer. J. Bot.*, 1973, vol. 60, p. 146—154.
- Klekowski E. J. Mutational load in a fern populations growing in a polluted environment. — *Amer. J. Bot.*, 1976, vol. 63, p. 1024—1030.
- Koller O. L., Zeller F. J. The homologous relationships of rye chromosomes 4R and 7R with wheat chromosomes. — *Genet. Res.*, 1976, vol. 28, p. 177—188.

- Kostoff D. The frequency of polyembryony and chlorophyll deficiency in rye. — *Curr. Sci.*, 1939, vol. 8, p. 356—358.
- Koul A. K. Supernumerary cell division following meiosis in the spider plant. — *Genetica*, 1976, vol. 41, p. 305—310.
- Kranz A. R. Cyto-genetische Untersuchungen und genetische Beobachtungen an den Bastarden zwischen *Secale cereale* L. und *Secale vavilovii* Grossh. — *Züchter*, 1961, Bd 31, S. 219—225.
- Kranz A. R. Beiträge zur cytologischen und genetischen Evolutionsforschung an dem Roggen. — *Z. Pflanzenz.*, 1963, Bd 50, S. 44—58.
- Kranz A. R. Karyotype analysis in meiosis. Giemsa banding in the genus *Secale* L. — *Theor. Appl. Genet.*, 1976, vol. 46, p. 101—107.
- Kuckuck H. The breeding of cleistogamous genetic stocks of *Secale cereale*. — *Hod. Rosl. Aklim. Nasienn.*, 1975, t. 19, p. 487—493.
- Kuckuck H., Peters R. Induzierte Mutationen in selbstfertilen und inzucht-festen Kulturformen aus der Kreuzung der *Secale cereale* L. \times *Secale vavilovii* Grossh. und ihr Verhalten in Kreuzungen mit panmiktischen Sorten und selbstfertilen Spontanmutationen. — *Z. Pflanzenz.*, 1979, Bd 82, S. 97—115.
- Lamm R. Cytological studies on inbred rye. — *Hereditas*, 1936, vol. 22, p. 217—240.
- Lamm R. Chromosome behaviour in triploid rye plant. — *Hereditas*, 1944, vol. 30, p. 137—144.
- Lapinski M. Cytoplasmic male sterility in interspecific rye hybrids. — *Hod. Rosl. Aklim. Nasienn.*, 1975, t. 19, p. 415—420.
- Lawrence G. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. VI. Selection for disjunction frequency. — *Heredity*, 1958, vol. 12, p. 127—131.
- Leith B. D. Sterility of rye. — *J. Amer. Soc. Agron.*, 1925, vol. 17, p. 129—132.
- Lerner I. M. Genetic homeostasis. Edinburgh, 1954. 134 p.
- Levan A. Studies on the meiotic mechanism of haploid rye. — *Hereditas*, 1942, vol. 28, p. 177—217.
- Lewis K., John B. The meiotic consequences of spontaneous chromosome breakage. — *Chromosoma*, 1966, vol. 18, p. 287—304.
- Lima de Faria A. The chromomere analysis of the chromosome complement of rye. — *Chromosoma*, 1952a, vol. 5, p. 1—68.
- Lima de Faria A. The chromomere size gradient of the chromosomes of rye. — *Hereditas*, 1952b, vol. 38, p. 246—248.
- Lima de Faria A. Differential uptake of tritiated thymidine into hetero and euchromatin in *Melanoplus* and *Secale*. — *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 1959, vol. 6, p. 457—466.
- Longley A. E., Sando W. J. Nuclear divisions in PMC's of *Triticum*, *Aegilops* and *Secale cereale* and their hybrids. — *J. Agric. Res.*, 1930, vol. 40, p. 683—719.
- Löwenstein J. P. Über die Befruchtungsverhältnisse zwischen diploidem und tetraploidem Roggen. — *Z. Pflanzenz.*, 1951, Bd 30, S. 104—133.
- Lundqvist A. On self-sterility and inbreeding effect in tetraploid rye. — *Hereditas*, 1947, vol. 33, p. 570—571.
- Lundqvist A. Studies on self-sterility in rye, *Secale cereale* L. — *Hereditas*, 1954, vol. 40, p. 278—294.
- Lundqvist A. Genetics of self-incompatibility in *Festuca pratensis* Huds. — *Hereditas*, 1955, vol. 41, p. 518—520.
- Lundqvist A. Self-incompatibility in rye. I. Genetic control in the diploid. — *Hereditas*, 1956, vol. 42, p. 293—348.
- Lundqvist A. Self-incompatibility in rye. IV. Factors related to self-seeding. — *Hereditas*, 1958, vol. 44, p. 193—256.
- Lundqvist A. The origin of self-compatibility in rye. — *Hereditas*, 1960, vol. 46, p. 1—19.
- Lundqvist A. Self-incompatibility in rye (*Secale cereale* L.). — *Rec. Adv. Bot.*, 1961, sect. 13, p. 1495—1499.
- Lundqvist A. Self-incompatibility in diploid *Hordeum bulbosum* L. — *Hereditas*, 1962a, vol. 48, p. 138—152.

- Lundqvist A. The nature of the two-loci incompatibility system in grasses. I. The hypothesis of a duplicative origin. — *Hereditas*, 1962b, vol. 48, p. 153—168.
- Lundqvist A. The genetics of incompatibility. — In: *Genetics today. Proc. of the XI Internat. Congr. Genet. Oxford e. a., 1965*, vol. 3, p. 637—647.
- Lundqvist A. Self-incompatibility in *Dactylis glomerata* L. — *Hereditas*, 1969, vol. 61, p. 353—360.
- Lundqvist A. Complex self-incompatibility systems in angiosperms. — *Proc. Roy. Soc. Lond., ser. B*, 1975, vol. 188, p. 235—245.
- Madej L. Research on male sterility in rye. — *Hod. Rosl. Aklim. Nasienn.*, 1975, t. 19, p. 421—422.
- Mains E. B. Rye resistant to leaf rust, stem rust, and powdery mildew. — *J. Agric. Res.*, 1926, vol. 32, p. 201—221.
- Mather K., Lamm R. The negative correlation of chiasma frequencies. — *Hereditas*, 1935, vol. 20, p. 65—70.
- Matsuura H. A bibliographical monograph on plant genetics (genic analysis). 1900—1929. Sapporo, 1933. 790 p.
- Mehra R. C., Rai K. S. Cytogenetic studies of meiotic abnormalities in *Lolium tectoriale*. I. Chromosomal stickiness. — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1970, vol. 12, p. 560—569.
- Merker A. Giemsa technique for rapid identification of chromosomes in Triticale. — *Hereditas*, 1973, vol. 75, p. 280—282.
- Merker A. Chromosome composition of hexaploid triticale. — *Hereditas*, 1975, vol. 80, p. 41—52.
- Merker A. The cytogenetic effect of heterochromatin in hexaploid triticale. — *Hereditas*, 1976, vol. 83, p. 215—222.
- Mettin D., Müller F. Untersuchungen an Valenzkreuzungen beim Roggen (*S. cereale* L.). I. Mitteilung ein einfaches Bastardierungsverfahren sowie einige Bemerkungen über das Verhalten der Triploiden. — *Tagungsber. Akad. Landwirtschaftswiss. DDR*, 1970, N 101, S. 205—216.
- Michel K. E., Burnham C. R. The behaviour of nonhomologous univalents in double trisomies of maize. — *Genetics*, 1969, vol. 63, p. 851—864.
- Mielos G. L. C., Nankivell R. V. Telomeric satellite DNA function in regulating recombination. — *Chromosoma*, 1976, vol. 56, p. 143—167.
- Müntzing A. Note on haploid rye plant. — *Hereditas*, 1937, vol. 23, p. 401—403.
- Müntzing A. Note on heteroploid twin plants from eleven genera. — *Hereditas*, 1938, vol. 24, p. 487—491.
- Müntzing A. Sterility in rye populations. — *Hereditas*, 1946, vol. 32, p. 521—549.
- Müntzing A. A case of preserved heterozygosity in rye in spite of long continued inbreeding. — *Hereditas*, 1963, vol. 50, p. 377—413.
- Müntzing A. A case of differential fertilization in inbred rye. — *Hereditas*, 1968, vol. 59, p. 298—302.
- Müntzing A., Akdik S. Cytological disturbances in the first inbred generation of rye. — *Hereditas*, 1948, vol. 34, p. 485—509.
- Müntzing A., Prakken R. Chromosomal aberrations in rye populations. — *Hereditas*, 1941, vol. 27, p. 273—308.
- Nagao S., Takahashi M. Trial construction of twelve linkage groups in Japanese rice. — *J. Fac. Agric. Hokkaido Univ.*, 1963, vol. 53, p. 72.
- Nakajima G. Chromosomes of *Secale kuprijanovii* Grossh. — *Bot. Mag.*, 1954, vol. 67, p. 69—72.
- Nakajima G. Cytogenetical studies in the interspecific hybrids within genus *Secale*. II. Meiosis in PMC of F_1 hybrids between *cereale* and 3 species — *vavilovii*, *africanum* and *montanum*. — *Jap. J. Breed.*, 1956, vol. 6, p. 171—174.
- Nalepa S., Grzesik H. Inheritance of dwarfing and some characters in the mutants of Zeelandische rye. — *Hod. Rosl. Aklim. Nasienn.*, 1975, t. 19, p. 531—535.

- Nelson O. E.** Non-reciprocal cross-sterility in maize. — *Genetics*, 1952, vol. 37, p. 101—124.
- Nettancourt D. de.** Self-incompatibility in basic and applied researches with higher plants. — *Genet. Agraria*, 1972, vol. 26, p. 163—216.
- Novitski E., Blixt S.** Mendel, linkage and synten. — *Bio Sci.*, 1978, vol. 28, p. 34—35.
- Nördenskiöld H.** Studies of a haploid rye plant. — *Hereditas*, 1939, vol. 25, p. 204—210.
- Nürnberg-Krüger U.** Untersuchungen an *Secale africanum* Stapf. III. *Secale africanum* Stapf. und seine Bastarde mit *Secale montanum* Guss. und *Secale cereale* L. — *Ber. Dtsch. Bot. Gez.*, 1953, N 66.
- Nürnberg-Krüger U.** Cytoogenetische Untersuchungen an *Secale silvestre* Host. I. Der Bastard mit *Secale cereale* L. — *Züchter*, 1960, Bd 30, S. 147—150.
- Nürnberg-Krüger U.** Cytoogenetische Untersuchungen an *Secale silvestre* Host. II. Die F_2 aus der Kreuzung mit *Secale cereale* L. — *Züchter*, 1961, Bd 31, S. 197—202.
- Nürnberg U.** Spontane Chromosomenmutationen in Population von *Secale kuprijanovii*. *Biol. Zbl.*, 1967, Bd 86 (Suppl.), S. 337—369.
- Nürnberg-Krüger U.** Karyotypanalyse in der Gattung *Secale*. — *Arch. Zuchtungsforsch.*, 1979, Bd 9, S. 83—94.
- Oinuma T.** Karyomorphological studies on the origin of 8-9 chromosome rye plants. *Jap. J. Genet.*, 1953, vol. 28, p. 28—34.
- Östergren G., Prakken R.** Behaviour on the spindle of the actively mobile chromosome ends of rye. *Hereditas*, 1946, vol. 32, p. 473—494.
- Pathak G. N.** Studies in the cytology of cereales. — *J. Genet.*, 1940, vol. 39, p. 437—467.
- De la Pena A., Puertas M. J., Carmeno M. C., Giraldez R.** Evidence of crossing over inhibition in rye anthers cultured with colchicine. *Chromosoma*, 1979, vol. 72, p. 151—155.
- Peterson R. F.** Improvement of rye through inbreeding. — *Sci. Agric.*, 1934, vol. 14, p. 651—668.
- Pilch I.** Originating of rye triploids (*Secale cereale* L.) as initial material for obtaining primary trisomies. — *Genet. Polon.*, 1978a, vol. 19, p. 123—135.
- Pilch I.** Cytological and morphological characteristics of primary trisomies in rye (*Secale cereale* L.). — *Genet. Polon.*, 1978b, vol. 19, p. 137—152.
- Plarre W.** Vergleichende Untersuchungen an diploidem und tetraploidem Roggen (*Secale cereale* L.) über besonderer Berücksichtigung von Inzuchterscheinungen und Fertilitätsstörungen. — *Z. Pflanzenz.*, 1954, Bd 33, S. 303—353.
- Pozzi M., Bianchi A.** Mendelian characters in Italian maize. — *Maize Genet. Coop. News Lett.*, 1963, N 37, p. 81—82.
- Prakken R.** Studies of asynapsis in rye. — *Hereditas*, 1943, vol. 29, p. 475—495.
- Price S.** Desynaptic pseudoassociations in *Secale montanum*. — *Science*, 1955, vol. 122, p. 625.
- Puchalski J., Molski B.** Esterases variability within some polish rye cultivars. — *Hod. Rosl. Aklim. Nasienn.*, 1975, t. 19, p. 479—485.
- Puertas M. J., Giraldez R.** Meiotic pairing in haploid rye. — *Genet. Iberica*, 1978—1979, vol. 30—31, p. 39—47.
- Purvis O. N.** Studies in vernalization of cereals. V. The inheritance of the spring and winter habit in hybrids of *Petcus* rye. — *Ann. Bot.*, 1939, vol. 3, p. 719—729.
- Putt E. D.** Cytogetic studies of sterility in rye. — *Can. J. Pl. Sci.*, 1954, vol. 34, p. 81—119.
- Ranjekar R. K., Lafontaine J. G., Palotta D.** Characterization of repetitive DNA in rye (*Secale cereale* L.). — *Chromosoma*, 1974, vol. 48, p. 427—440.
- Rao P. M.** Homoeologous relationship of Imperial rye chromosomes C with wheat chromosome 4A. — *Cereal Res. Commun.*, 1975, vol. 3, p. 103—109.

- Rees H. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. I. Inbred lines. — *Heredity*, 1955a, vol. 9, p. 93—116.
- Rees H. Heterosis in chromosome behaviour. — *Proc. Roy. Soc. Lond.*, ser. B, 1955b, vol. 144, p. 150—159.
- Rees H. Distribution of chiasmata in an asynaptic Locust. — *Nature*, 1957a, vol. 180, p. 559.
- Rees H. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. IV. The origin of a new variation. — *Heredity*, 1957b, vol. 11, p. 185—193.
- Rees H. Genotypic control of chromosome form and behaviour. — *Bot. Rev.*, 1961a, vol. 27, p. 288—318.
- Rees H. The consequences of interchange. — *Evolution*, 1961b, vol. 15, p. 145—152.
- Rees H. Developmental variation in expressivity of genes causing chromosome breakage in rye. — *Heredity*, 1962, vol. 17, p. 427—437.
- Rees H., Sun S. Chiasma frequency and the disjunction of interchange association in rye. — *Chromosoma*, 1965, vol. 16, p. 500—510.
- Rees H., Thompson J. B. Localization of chromosome breakage at meiosis. — *Heredity*, 1955, vol. 9, p. 399—407.
- Rees H., Thompson J. B. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. III. Chiasmata frequency in homozygotes and heterozygotes. — *Heredity*, 1956, vol. 10, p. 409—424.
- Rees H., Thompson J. B., Lawrence G. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. V. Distribution pattern of chiasmata between pollen mother cells. — *Heredity*, 1958, vol. 12, p. 101—111.
- Renner O. Zur Kenntnis der Letalfaktoren und des Koppelungswechsels der Oenotheren. — *Flora N. S.*, 1933, vol. 27, p. 215—250.
- Rhoades M. M., Dempsey E. Induction of chromosome doubling at meiosis by the elongate gene in maize. — *Genetics*, 1966, vol. 54, p. 505—522.
- Riley H. P. Linkage of the buff and bicolor genes and the self-sterility alleles in *Nemesia strumosa*. — *Amer. J. Bot.*, 1944, vol. 31, p. 58.
- Riley R. The cytogenetics of the difference between some *Secale* species. — *J. Agric. Sci.*, 1955, vol. 46, p. 377—383.
- Riley R., Chapman V. The production and phenotypes of wheat-rye chromosome addition lines. — *Heredity*, 1958, vol. 12, p. 301—315.
- Rimpau J., Flavell R. B. Characterization of rye B chromosome DNA by DNA-DNA hybridization. — *Chromosoma*, 1975, vol. 52, p. 207—217.
- Robertson D. W., Wiebe G. A., Shands R. G., Hagberg A. A summary of linkage studies in cultivated barley species. Suppl. III (1954—1963). — *Crop Sci.*, 1965, vol. 5, p. 33—43.
- Roupakias D. G., Kaltsikes P. J. The effect of telomeric heterochromatin on chromosome pairing of hexaploid Triticale. — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1977, vol. 19, p. 543—548.
- Rozmus M. Phylogenetic associations within the genus *Secale* L. in the light of cytological investigations. — *Genet. Polon.*, 1967, vol. 8, p. 189—192.
- Ruebenbauer T., Ruebenbauer K. An attempt to clarify the mode of inheritance of anthocyanin coloration of the ligule and auricles in hybrids of rye inbred lines. — *Genet. Polon.*, 1977, vol. 18, p. 193—208.
- Sadasivaiah R. S., Kasha K. J. Meiosis in haploid barley, interpretation of nonhomologous chromosome association. — *Chromosoma*, 1971, vol. 35, p. 247—264.
- Sarma N. P., Natarajan A. T. Identification of heterochromatic regions in the chromosomes of rye. — *Heredity*, 1973, vol. 74, p. 233—238.
- Schiemann E., Nürnberg-Krüger U. Neue Untersuchungen an *Secale africanum* Stapf. II. *Secale africanum* und seine Bastarde mit *Secale montanum* und *Secale cereale*. — *Naturwiss.*, 1952, Bd 39, S. 136—137.
- Schlegel R., Fridrich J. Erste Untersuchungen zum meiotischen Paarungsverhalten Giemsa-markierter Chromosomen des diploiden Roggens (*Secale cereale*). — *Biol. Rdsch.*, 1975, Bd 13, S. 300—305.

Schlegel R., Mettin D. The present status of chromosome recognition and gene localization in rye. — Tagungsber. Acad. Landwirtschaftswiss. DDR, 1982, N 198, S. 131—152.

Schlegel R., Werysko E. Intergeneric chromosome pairing in different wheat-rye hybrids revealed by Giemsa banding technique and some implications on karyotype evolution in the genus *Secale*. — Biol. Zbl., 1979, Bd. 98, S. 399—407.

Schmidt-Stohn G. Genetische Analysen von Esterase Loci beim Roggen (*Secale cereale* L.) mit Hilfe der isoelektrischen Fokussierung in Flachgelen. — Z. Pflanzenz., 1979, Bd 83, S. 155—162.

Sears E. R. Homocologous chromosomes in *Triticum aestivum*. — Genetics, 1952, vol. 37, p. 624.

Sears E. R. The aneuploids of common wheat. — Miss. Agr. Exp. Sta. Res. Bull., 1954, N 572, p. 1—58.

Shopova M. Studies in the genus *Capsicum*. II. Irregularities in pollen mother cells. — Chromosoma, 1966, vol. 19, p. 349—356.

Shull G. H. A pure line method of corn breeding. — Rep. Amer. Breed. Assoc., 1909, vol. 5, p. 51—59.

Singh R. J. Cross-compatibility, meiotic pairing, and fertility in 5 *Secale* species and their interspecific hybrids. — Cereal Res. Commun., 1977, vol. 5, p. 67—75.

Singh R. J., Röbbelen G. Comparison of somatic Giemsa banding pattern in several species of rye. — Z. Pflanzenz., 1975, Bd 75, S. 270—285.

Singh R. J., Röbbelen G. Identification by Giemsa technique of the translocations separating cultivated rye from three wild species of *Secale*. — Chromosoma, 1977, vol. 59, p. 217—225.

Smith D. B., Flavell R. B. Nucleotide sequence organization in the rye genome. — Biochim. Biophys. Acta, 1977, vol. 474, p. 82—97.

Sprague G. F., Schuler T. F. The frequencies of seed and seedling abnormalities in maize. — Genetics, 1964, vol. 46, p. 1713—1720.

Stebbins G. L. Variation and evolution in plants. New York, 1950, 643 p.

Stebbins G. L. Longevity, habitat and release of genetic variability in higher plants. — Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol., 1958, vol. 23, p. 365—378.

Stout A. B. The genetics of incompatibility in homomorphic flowering plants. — Bot. Rev., 1938, vol. 4, p. 275—369.

Stroman G. N. Sterility in rye. — J. Amer. Soc. Agron., 1923, vol. 15, p. 253—254.

Sturm W., Engel K.-H. Trisomenanalyse des Alleles III für Kurzstrohigkeit bei *Secale cereale* L. — Arch. Züchtungsforsch., 1980, Bd 10, S. 31—35.

Sturm W., Müller H. W., Neumann H. Bisherige Ergebnisse der Anwendung primärer Trisome zur Genlokalisierung beim Roggen. — Tagungsber. Acad. Landwirtschaftswiss. DDR, 1982, N 198, S. 153—159.

Sturm W., Neumann H., Meltz G. Trisomenanalyse für das Merkmale Anthozyanfärbung bei *Secale cereale* L. — Arch. Züchtungsforsch., 1981, Bd 11, S. 49—54.

Stutz H. C. A cytogenetic analysis of the hybrid *Secale cereale* L. \times *S. montanum* Guss. and its progeny. — Genetics, 1957, vol. 42, p. 199—221.

Stutz H. C. Within penetrance, between penetrance and expressivity of the elymoides mutant in rye. — J. Hered., 1962, vol. 53, p. 66—71.

Stutz H. C. On the origin of cultivated rye. — Amer. J. Bot., 1972, vol. 59, p. 59—70.

Stutz H. C. Genetically controlled chromosome breakage as an isolation barrier in the origin and maintenance of *Secale ancestrale*. — Can. J. Genet. Cytol., 1976, vol. 18, p. 105—109.

Sun S., Rees H. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. VII. Unadaptive heterozygotes. — Heredity, 1964, vol. 19, p. 357—367.

Sun S., Rees H. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. IX. The effect of selection on the disjunction frequency of interchange associations. — Heredity, 1967, vol. 22, p. 249—254.

Sybenga J. Inbreeding effects in rye. — Z. ind. Abst. Vererb.-Lehre, 1958, Bd 89, S. 323—327.

Sybenga J. Some sources of errors in the determination of chromosome length. — Chromosoma, 1959, vol. 10, p. 355—364.

Sybenga J. Non-random distribution of chiasmata in rye, *Crotalaria* and coffee. — Chromosoma, 1960, vol. 11, p. 441—455.

Sybenga J. The quantitative analysis of chromosome pairing and chiasma formation based on relative frequencies of MI configurations. II. Primary trisomics. — Genetica, 1965a, vol. 36, p. 339—350.

Sybenga J. The quantitative analysis of chromosome pairing and chiasma formation based on relative frequencies of MI configurations. III. Telocentric trisomics. — Genetica, 1965b, vol. 36, p. 351—361.

Sybenga J. The quantitative analysis of chromosome pairing and chiasma formation based on the relative frequencies of MI configurations. V. Interchange trisome. — Genetica, 1966, vol. 37, p. 431—450.

Sybenga J. Simultaneous negative and positive chiasma interference across the break point in interchange heterozygotes. — Genetica, 1970, vol. 41, p. 209—230.

Sybenga J., Prakken R. Gene analysis in rye. — Genetica, 1962, vol. 33, p. 95—105.

Sybenga J., Verhaar H. M. Meiotic behaviour of single-arm tetrasomic combinations of isochromosomes, telocentrics and normal chromosomes in rye (*Secale cereale* L.). — Chromosoma, 1975, vol. 53, p. 295—320.

Sybenga J., Wolters A. H. G. The classification of chromosomes of rye (*Secale cereale* L.). A translocation tester set. — Genetica, 1972, vol. 43, p. 453—464.

Takagi F. Kariogenetical studies on rye. I. A trisomic plant. — Cytologia, 1935, vol. 6, p. 496—501.

Tan B. H., Luig N. H., Watson I. A. Genetic analysis of stem rust resistance in *Secale cereale*. I. Genes for resistance to *Puccinia graminis* f. sp. *secalis*. — Z. Pflanzenz., 1976, Bd 76, S. 121—132.

Tan B. H., Luig N. H., Watson I. A. Genetic analysis of stem rust resistance in *Secale cereale*. II. Genes for resistance to *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. — Z. Pflanzenz., 1977, Bd 79, S. 299—309.

Tarkowski C., Stefanowska G. Chromosome morphology in the genome of rye *Secale cereale* L. and in Triticale 6x and 8x. — Genet. Polon., 1972, vol. 13, p. 83—89.

Tease C., Jones G. H. Control of chiasma formation in *Crepis capillaris*. — Chromosoma, 1976, vol. 57, p. 33—49.

Thomas J. B., Kaltsikes P. J. A bouquet-like attachment plate for telomeres in leptotene of rye revealed by heterochromatin staining. — Heredity, 1976, vol. 36, p. 155—162.

Thompson J. B. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. II. Disjunction at meiosis in interchange heterozygotes. — Heredity, 1956, vol. 10, p. 99—108.

Thompson J. B., Rees H. Selection for heterozygotes during inbreeding. — Nature, 1956, vol. 177, p. 385—386.

Tjio H., Levan A. The use of oxychinoline in chromosome analysis. — Anal. Est. Exp. Aula Dei, 1950, vol. 2, p. 21—64.

Tulloch A. P., Hoffman L. L. Epicuticular waxes of *Secale cereale* and Triticale hexaploide leaves. — Phytochem., 1974, vol. 13, p. 2535—2540.

Verma S. C., Rees H. Giemsa staining and distribution of heterochromatin in rye chromosomes. — Heredity, 1974, vol. 32, p. 118—122.

Vosa C. G. Heterochromatin recognition and analysis of chromosome variation in *Scilla sibirica*. — Chromosoma, 1973, vol. 43, p. 269—278.

Vosa C. G. The basic karyotype of rye (*Secale cereale* L.) analysed with Giemsa and fluorescence methods. — Heredity, 1974, vol. 33, p. 403—408.

Vosa C. G. Heterochromatic patterns and species relationship. — Nucleus, 1977, vol. 20, p. 33—41.

Vries J. M., de, Sybenga J. Identification of rye chromosomes, the Giemsa banding patterns and the translocations tester sets. — *Theor. Appl. Genet.*, 1976, vol. 48, p. 35—43.

Watkins R., White W. G. The inheritance of anthocyanins in rye (*Secale cereale*). — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1964, vol. 6, p. 403—410.

Weber D. F., Alexander D. E. Redundant segments in *Zea mays* detected by translocations of monohaploid origin. — *Chromosoma*, 1972, vol. 39, p. 27—42.

Weimarck A. Elimination of wheat and rye chromosomes in a strain of octoploid Triticale as revealed by Giemsa banding technique. — *Hereditas*, 1974, vol. 77, p. 281—286.

Weimarck A. Heterochromatin polymorphism in the rye karyotype as detected by the Giemsa C-banding technique. — *Hereditas*, 1975, vol. 79, p. 293—300.

Wexelsen H. Studies on the genetic basis of spring and winter forms in diploid and tetraploid rye (*Secale cereale* L.). — *Meld. Norg. Landbrukshogskole*, 1969, vol. 48, N 24, p. 1—15.

Woodworth C. M. Comparative frequency of defective seeds and chlorophyll abnormalities in different varieties of corn following self-fertilization. — *J. Amer. Soc. Agron.*, 1929, vol. 21, p. 1007—1014.

Woodworth C. M., Mumm W. J., 1931. — Цит. по: Crumacker, 1967.

Wricke G. Comparison of selection based on yield of half sib progenies and of I_1 lines per se in rye (*Secale cereale* L.). — *Theor. Appl. Genet.*, 1976, vol. 47, p. 265—269.

Wricke G. Pseudo-Selbstkompatibilität beim Roggen und ihre Ausnutzung in der Züchtung. — *Z. Pflanzenz.*, 1978, Bd 81, S. 140—148.

Zeller F. J., Kimber G., Gill B. S. The identification of rye trisomics by translocations and Giemsa staining. — *Chromosoma*, 1977, vol. 62, p. 279—289.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава I. Задачи и значение исследований по частной генетике	5
1. Задачи частной генетики	6
2. Значение исследований по частной генетике	10
Глава II. Краткая характеристика рода <i>Secale</i> L.	13
1. Систематика рода <i>Secale</i> . Критерии видовых различий	—
2. Использование методов генетики, цитологии и биохимии для целей таксономии в пределах рода <i>Secale</i>	20
3. Гипотезы о филогенетических связях видов ржи	22
Глава III. Кариотип ржи и кариотипическая изменчивость	23
1. Морфология хромосом	—
2. Хромосомные перестройки	37
3. Изменчивость кариотипа по числу хромосом	41
Глава IV. Потенциал наследственного разнообразия ржи	54
1. Методы выявления наследственного разнообразия у ржи	—
2. Наследственная изменчивость ржи по морфологическим признакам	56
3. Наследственное разнообразие ржи по физиологическим признакам	68
4. Наследственная изменчивость ржи по биохимическим признакам	71
5. Генетическая коллекция ржи	76
Глава V. Генетическое изучение наследственного разнообразия по морфологическим, физиологическим и биохимическим признакам	77
Глава VI. Генетический контроль мейоза у ржи	97
1. Общие сведения	98
2. Результаты собственных исследований	106
Глава VII. Генетическое изучение автофертильности у ржи	126
1. Неоднородность популяций ржи по автофертильности составляющих их растений	127
2. Анализ гибридных пометов	133
3. Генетический контроль несовместимости	150
4. Наследование автофертильности	161
5. Получение генетически маркированных автофертильных линий	170
Глава VIII. Методы генетического анализа у ржи	173
1. Популяционный метод	—

2. Генетический анализ признаков ржи, определяемых генами, сцепленными с генами S и Z	175
3. Анализ сцепления между генами, контролирующими несовместимость, и другими генами ржи	190
4. Использование автофертильных форм для обеспечения возможности индивидуального анализа по потомству	201
Глава IX. Генетический анализ сцепления (первая группа сцепления у ржи)	213
Глава X. Использование автофертильных форм при селекции синтетических популяций	224
Литература	242

ИВ № 1936

*Виктор Георгиевич Смирнов,
Светлана Петровна Соснихина*

Генетика ржи

Редактор *Н. Н. Дубровская*

Художник *В. Н. Нечаев*

Художественный редактор *О. Н. Советникова*

Технический редактор *Е. Г. Учаева*

Корректоры *С. К. Школьников, В. А. Латыгина*

Сдано в набор 02.01.84. Подписано в печать 20.04.84. М-30667.

Формат бум. 60×90^{1/16}. Бумага тип. № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 16,5. Усл. кр.-отт. 16,69. Уч.-изд. л. 18,4.

Тираж 866 экз. Заказ № 39. Цена 2 р. 80 к.

Издательство ЛГУ имени А. А. Жданова. 199164, Ленинград,
Университетская наб., 7/9.

Типография Издательства ЛГУ имени А. А. Жданова. 199164, Ленинград,
Университетская наб., 7/9.

спбгу

2 р. 80 к.

8830

Л

842632

ИЗДАТЕЛЬСТВО ЛЕНИНГРАДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

ГЕНЕТИКА РАКИ

О. П. СОСНИХИНА

В. Г. СМЕРНОВ